



la región de la Nueva Galicia, México

Inecol

Acta Botanica Mexicana núm. 125 Octubre 2018



comité editorial

Marie-Stéphanie Samain Editor en Jefe

Patricia Y. Mayoral Loera Editor técnico

Ivonne Zavala García *Editor técnico*

comité internacional

Sergio Archangelsky

Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Argentina

Ma. de la Luz Arreguín-Sánchez

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México

Henrik Balslev

Aarhus Universitet, Dinamarca

Antoine M. Cleef

Universiteit van Amsterdam, Holanda

Carlos Eduardo de Mattos Bicudo

Instituto de Botanica, Sao Paulo, Brasil

Miguel Equihua

Instituto de Ecología, A.C., México

Oswaldo Fidalgo

Instituto de Botanica, Sao Paulo, Brasil

Edwin Lebrija

University of Haifa, Israel

John T. Mickel

The New York Botanical Garden, E.U.A.

Ken Oyama

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, México

Manuel Peinado

Universidad de Alcalá, España

Peter H. Raven

Missouri Botanical Garden, E.U.A.

Erick Smets

Naturalis Biodiversity Center, Países Bajos

J. Vassal

Université Paul Sabatier, Francia

Alexander Vrijdaghs

University of Leuven, Bélgica

Stefan Wanke

Technische Universität Dresden, Alemania

editores asociados

Victor Bandala Muñoz

Instituto de Ecología, A.C., México

Asunción Cano Echevarría

Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú

Paul Goetghebeur

Ghent University, Bélgica

Gilberto Ocampo Acosta

Universidad Autónoma de Aguascalientes, México

Natalia Pabón Mora

Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia

Daniel Piñero Dalmau

Instituto de Ecología, UNAM, México

Fernando Zuloaga

Instituto de Botánica Darwinion, Argentina

Acta Botanica Mexicana (ISSN 2448-7589) es una publicación del Instituto de Ecología, A.C. que aparece cuatro veces al año. Da a conocer trabajos originales e inéditos sobre temas botánicos y en particular los relacionados con plantas mexicanas. Todo artículo que se presente para su publicación deberá dirigirse al Comité Editorial de Acta Botanica Mexicana. Pueden reproducirse sin autorización pequeños fragmentos de texto siempre y cuando se den los créditos correspondientes. La reproducción o traducción de artículos completos requiere el permiso de la institución que edita la revista. Las normas editoriales e instrucciones para los autores pueden consultarse en la página abm.ojs.inecol.mx.

Acta Botanica Mexicana está actualmente incluida en los siguientes índices y bases de datos de literatura científica: Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Dialnet, Índice de Revistas Mexicanas de Investigación Científica y Tecnológica del CONACyT, Journal Citation Reports/Science Edition (con cálculo de factor de impacto), Latindex – Catálogo, RedALyC, SciELO Citation Index y Scopus.ducts Abstracts, Latindex y Seriunam.

Acta Botanica Mexicana, Núm. 125, octubre 2018. Publicación trimestral editada por el Instituto de Ecología, A.C., a través del Centro Regional del Bajío. Editor en Jefe: Marie-Stéphanie Samain. Reservas de Derechos al Uso Exclusivo No. 04-2016-062312171000-203, ISSN 2448-7589, ambos otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Certificado de Licitud de título No. 13454, Certificado de Licitud de Contenido No. 11027, otorgados por la Comisión Calificadora de Publicaciones y Revistas Ilustradas de la Secretaría de Gobernación. Domicilio de la publicación: Ave. Lázaro Cárdenas 253, C.P. 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México. Tel. +52 (434) 3 42 26 98. abm.ojs.inecol.mx.



research articles

7	The genus Stevia (Eupatorieae, Asteraceae) in the state of Morelos, Mexico Erika Villagómez-Flores, Oscar Hinojosa-Espinosa, José Luis Villaseñor
37	Hypogeous Ascomycetes of the western portion of the Transversal Volcanic System, Mexico Víctor Manuel Gómez-Reyes, Gerardo Vázquez-Marrufo, Alba María Ortega Gómez, Gonzalo Guevara Guerrero
49	Dahlia merckii and D. rupicola (Asteraceae, Coreopsideae), two new records for the Nueva Galicia region, Mexico Rafael Guadalupe Macías-Flores, Claudia Janeth Ramírez-Díaz, Jesús Guadalupe González-Gallegos, Pablo Carrillo-Reyes, Arturo Castro-Castro
61	Planktonic algal blooms from 2000 to 2015 in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico María Esther Meave del Castillo, María Eugenia Zamudio-Resendiz
95	Ethnomedicinal plants used for the treatment of dermatological affections on the Purépecha Plateau, Michoacán, Mexico Roberto Esquivel-García, Emmanuel Pérez-Calix, Alejandra Ochoa-Zarzosa, Martha-Estrella García-Pérez
133	Structural analysis of an agroforestry area in a portion of the xeric shrubland of northeast of Mexico Eduardo Alanís-Rodríguez, Alejandro Valdecantos-Dema, Pamela A. Canizales-Velázquez, Alejandro Collantes Chávez-Costa, Ernesto Rubio-Camacho, Arturo Mora-Olivo
157	Morphological variation of <i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae): contrast between natural and managed populations Dulce María Galván-Hernández, Manuel Alejandro Macedo-Villarreal, Francisco Federico Núñez de Cáceres-González, Arturo Sánchez-González, Pablo Octavio-Aguilar
173	Four new records of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) associated with Agave karwinskii and A. angustifolia (Agavaceae) in Oaxaca, Mexico Eduardo Chimal-Sánchez, Irma Reyes Jaramillo, Jose Yabin Salmerón-Castro, Nancy Vázquez-Pérez, Lucía Varela-Fregoso
189	Useful trees of the secondary deciduous tropical forest in Villa Allende Forest Reserve, Chiapas, Mexico Luis Alfredo Rodríguez Larramendi, María Silvia Sánchez Cortés, Mercedes Concepción Gordillo Ruiz
215	Is Oncidium poikilostalix an invasive species? Population ecology and reproductive behavior of this epiphytic orchid in Chiapas, Mexico Alfredo García-González, Frander B. Riverón-Giró, Anne Damon, José Raventós, Osiris Aguilar-Romero
231	Pachyphytum confusum (Crassulaceae), una especie nueva del suroeste del estado de Guanajuato, México Emmanuel Pérez-Calix, Jesús Israel Guadián-Marín, Ignacio García-Ruiz



artículos de investigación

7	El género Stevia (Eupatorieae, Asteraceae) en el estado de Morelos, México Erika Villagómez-Flores, Oscar Hinojosa-Espinosa, José Luis Villaseñor
37	Ascomicetos hipogeos de la región occidental del Sistema Volcánico Transversal, México Víctor Manuel Gómez-Reyes, Gerardo Vázquez-Marrufo, Alba María Ortega Gómez, Gonzalo Guevara Guerrero
49	Dahlia merckii y D. rupicola (Asteraceae, Coreopsideae), dos nuevos registros para la región de la Nueva Galicia, México Rafael Guadalupe Macías-Flores, Claudia Janeth Ramírez-Díaz, Jesús Guadalupe González-Gallegos, Pablo Carrillo-Reyes, Arturo Castro-Castro
61	Florecimientos de microalgas planctónicas de 2000 al 2015 en la Bahía de Acapulco, Guerrero, México María Esther Meave del Castillo, María Eugenia Zamudio-Resendiz
95	Flora etnomedicinal utilizada para el tratamiento de afecciones dermatológicas en la Meseta Purépecha, Michoacán, México Roberto Esquivel-García, Emmanuel Pérez-Calix, Alejandra Ochoa-Zarzosa, Martha- Estrella García-Pérez
33	Análisis estructural de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo del noreste de México Eduardo Alanís-Rodríguez, Alejandro Valdecantos-Dema, Pamela A. Canizales-Velázquez, Alejandro Collantes Chávez-Costa, Ernesto Rubio-Camacho, Arturo Mora-Olivo
57	Variación morfológica de <i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae): contraste entre poblaciones naturales y con manejo Dulce María Galván-Hernández, Manuel Alejandro Macedo-Villarreal, Francisco Federico Núñez de Cáceres-González, Arturo Sánchez-González, Pablo Octavio-Aguilar
73	Cuatro nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares (Glomeromycota) asociados con <i>Agave karwinskii</i> y A. angustifolia (Agavaceae) de Oaxaca, México Eduardo Chimal-Sánchez, Irma Reyes Jaramillo, Jose Yabin Salmerón-Castro, Nancy Vázquez-Pérez, Lucía Varela-Fregoso
89	Árboles útiles del bosque tropical caducifolio secundario en la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, México Luis Alfredo Rodríguez Larramendi, María Silvia Sánchez Cortés, Mercedes Concepción Gordillo Ruiz
215	¿Es Oncidium poikilostalix una especie invasora? Ecología poblacional y comportamiento reproductivo de esta orquídea epífita en Chiapas, México Alfredo García-González, Frander B. Riverón-Giró, Anne Damon, José Raventós, Osiris Aguilar-Romero
231	Pachyphytum confusum (Crassulaceae), una especie nueva del suroeste del estado de Guanajuato, México

Emmanuel Pérez-Calix, Jesús Israel Guadián-Marín, Ignacio García-Ruiz

ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN

RESEARCH ARTICLES



El género *Stevia* (Eupatorieae, Asteraceae) en el estado de Morelos,

The genus *Stevia* (Eupatorieae, Asteraceae) in the state of Morelos, Mexico

México

Erika Villagómez-Flores¹ , Oscar Hinojosa-Espinosa¹,2 , José Luis Villaseñor ¹,3

- 1 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Apdo. postal 70-233, O4510 Delegación Coyoacán, Cd. Mx., México.
- 2 University of California, Davis, Department of Plant Sciences, One Shields Avenue, CA 95616, USA.
- 3 Autor para la correspondencia: vrios@ib.unam.mx

Recibido: 16 de noviembre de 2017. Revisado: 4 de diciembre de 2017. Aceptado: 12 de febrero de 2018. Prímero en línea: 8 de agosto de 2018. Publicado: 3 de octubre de 2018.

Citar como:

Villágomez-Flores, E., O. Hinojosa-Espinosa y J. L. Villaseñor. 2018. El género *Stevia* (Eupatorieae, Asteraceae) en el estado de Morelos, México. Acta Botanica Mexicana 125: 7-36. DOI: 10.21829/abm125.2018.1315

DOI:

10.21829/abm125.2018.1315

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: El género *Stevia* (Eupatorieae) es el tercero más diverso de la familia Asteraceae en México, con 116 especies, de las cuales 107 son endémicas del país. Sus especies se caracterizan por presentar un involucro cilíndrico, uniseriado, formado por cinco brácteas que rodean a cinco flores y aquenios cilíndricos a fusiformes; por lo general con un vilano de escamas, escamas y aristas, o coroniforme. Si bien *Stevia* es un género relativamente fácil de reconocer, la identificación de sus especies suele ser bastante complicada debido a que muchas de ellas no están claramente delimitadas; además, varias hibridan o se reproducen de manera apomíctica. Por lo tanto, como una primera estrategia encaminada a mejorar el conocimiento de *Stevia* en México, se presenta una sinopsis taxonómica de este género en el estado de Morelos, el cual incluye una quinta parte de las especies mexicanas.

Métodos: Se estudiaron con detalle los ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU) y de algunos otros herbarios nacionales y extranjeros. Con el análisis de los ejemplares se realizaron las descripciones y la clave, y con las etiquetas de recolecta se sintetizaron los datos ecogeográficos de las especies. Las localidades de recolecta se georreferenciaron para elaborar los mapas de distribución.

Resultados clave: Se presenta una sinopsis del género para Morelos, que incluye una clave para la identificación de las especies, descripciones de cada una de ellas y mapas ilustrando su distribución geográfica en el estado.

Conclusiones: En el estado de Morelos se registran 25 especies del género, 17 de ellas endémicas de México. Las especies crecen preferentemente en los bosques templados del estado, sobre todo en los bosques de pino-encino y de encino, con unas pocas de ellas tolerando los ambientes tropicales de las partes bajas.

Palabras clave: Compositae, distribución geográfica, endemismo, florística, taxonomía.

ABSTRACT:

Background and Aims: The genus *Stevia* (Eupatorieae) is the third most diverse of the family Asteraceae in Mexico, with 116 species, of which 107 are endemic to the country. Its species are characterized by a cylindrical, uniseriate involucre, consisting of five bracts surrounding five flowers and cylindrical to fusiform achenes, usually with a pappus of scales, scales and awns or coroniform. Even though it is relatively simple to recognize the genus *Stevia*, the identification of its species is often quite complicated, as many species are not clearly delimitated, and in addition many hybridize or form apomictic populations. Hence, as a first strategy to improve the knowledge of the genus *Stevia* in Mexico, a taxonomic synopsis of the genus was carried out in the state of Morelos, which includes one fifth of the Mexican species.

Methods: The specimens of the National Herbarium of Mexico (MEXU), as well as specimens from other national and foreign herbaria were studied in detail. Based on examination of the specimens the descriptions and key were prepared, and from the collection labels the ecogeographical data of the species were synthesized. The locations were georeferenced to elaborate the distribution maps.

Key results: A synopsis of the genus for Morelos is presented, which includes a key for the identification of the species, descriptions of each of them and maps illustrating their geographical distribution in the state.

Conclusions: In the state of Morelos, there are 25 species of the genus, 17 of them endemic to Mexico. The species grow preferentially in the temperate forests of the state, especially in the pine-oak and oak forests, with a few of them tolerating the tropical lowland environments.

Key words: Compositae, endemism, floristics, geographical distribution, taxonomy.

Introducción

Stevia Cav. es un género característico del continente americano, miembro de la tribu Eupatorieae, familia Asteraceae (Robinson et al., 2009). El género actualmente se ha vuelto muy popular debido a que a partir de la especie sudamericana S. rebaudiana (Bertoni) Bertoni, se extraen edulcorantes bajos en calorías, los cuales se han estado usando a nivel mundial como substitutos del azúcar (Oviedo-Pereira et al., 2015). Stevia contiene unas 250 especies y se distribuye desde el sur de Estados Unidos de América hasta Argentina y Brasil (King y Robinson, 1987; Hind y Robinson, 2007; Turner, 2015). En México se registran 116 especies de Stevia, de las cuales 107 son endémicas del territorio nacional (Villaseñor, 2016). El género es uno de los 18 más diversos de las plantas vasculares mexicanas y el tercero más diverso de las Asteraceae de México, sólo por debajo de Ageratina Spach y Verbesina L. (165 especies cada uno) (Villaseñor, 2016).

Las especies de Stevia muestran una gran variación en sus formas de crecimiento, encontrándose tanto hierbas anuales como perennes, sufrútices o arbustos y pueden presentar hojas opuestas o alternas. Poseen consistentemente cabezuelas homógamas, discoides, formadas siempre por cinco brácteas involucrales conteniendo cinco flores del disco, corolas infundibuliformes, color blanco, rosadas o moradas. Las cabezuelas por lo general están dispuestas en grupos paniculiformes, amplios y laxos o corimbiformes, compactos y densos. Su vilano está constituido por escamas y aristas o sólo escamas, ya sea libres o unidas formando una corona; solamente S. hintonii (Grashoff) B.L. Turner carece de vilano (Grashoff, 1972). La principal característica diagnóstica de Stevia es que la cabezuela está constituida por cinco brácteas involucrales con cinco flores del disco (Grashoff, 1972; Bremer et al., 1994; Hind y Robinson, 2007); por esta razón, es difícil confundirlo con otras Eupatorieae. Quizá el único género con el cual puede confundirse es Carphochaete A. Gray (en especial C. pringlei (S. Watson) Grashoff ex B.L. Turner), ya que el hábito y la forma de sus capítulos y corolas son muy similares; sin embargo, Carphochaete tiene más de cinco flores por cabezuela y las aristas del vilano son también más de cinco (Turner, 1997).

Aunque las especies de *Stevia* son fáciles de reconocer a nivel genérico, la identificación a nivel de especie por lo general resulta complicada. Esto se debe en parte a que muchas especies no están claramente delimitadas; además, varias de ellas hibridan o contienen poblaciones apomícticas (Grashoff, 1972). Estos fenómenos dan como resultado la aparición de individuos con características intermedias entre dos o más especies.

Otro aspecto que causa en ocasiones confusión es que en algunas especies de *Stevia* se observa una variación en el vilano de los aquenios de una misma cabezuela (King y Robinson, 1987). En las especies con aquenios heteromorfos, tres o cuatro de ellos (conocidos como adelfocarpos) presentan un vilano de tres a cinco aristas, alternadas con escamas, mientras que el aquenio o aquenios restantes (conocidos como idiocarpos), poseen un vilano diferente, por lo general coroniforme (Figs. 1A, B). Por otro lado, en las especies con aquenios isomorfos (Fig. 1C), los cinco aquenios de una misma cabezuela poseen el mismo tipo de vilano, por lo general coroniforme o a veces de aristas y escamas.

Con respecto al conocimiento florístico y taxonómico de *Stevia* en el estado de Morelos, hasta el momento sólo se cuenta con el inventario florístico de Bonilla-Barbosa y Villaseñor (2003), quienes reportan 31 especies, así como la actualización realizada por Villaseñor (2016). Para el estado se reportan 3491 especies de plantas vasculares; de ellas, son 505 de Asteraceae y 25 de Stevia (Villaseñor, 2016). Como una estrategia encaminada a una mejor noción de Stevia en México, se planteó esta primera etapa de sintetizar el conocimiento acumulado para el género en el estado de Morelos, el cual incluye una quinta parte de la riqueza total conocida de Stevia en el país. Se presenta una sinopsis taxonómica, que incluye descripciones de las especies, una clave para su determinación y mapas de distribución en el estado. Se complementa la información con datos sobre fenología, distribución altitudinal y tipos de vegetación donde se encuentran las especies en Morelos.



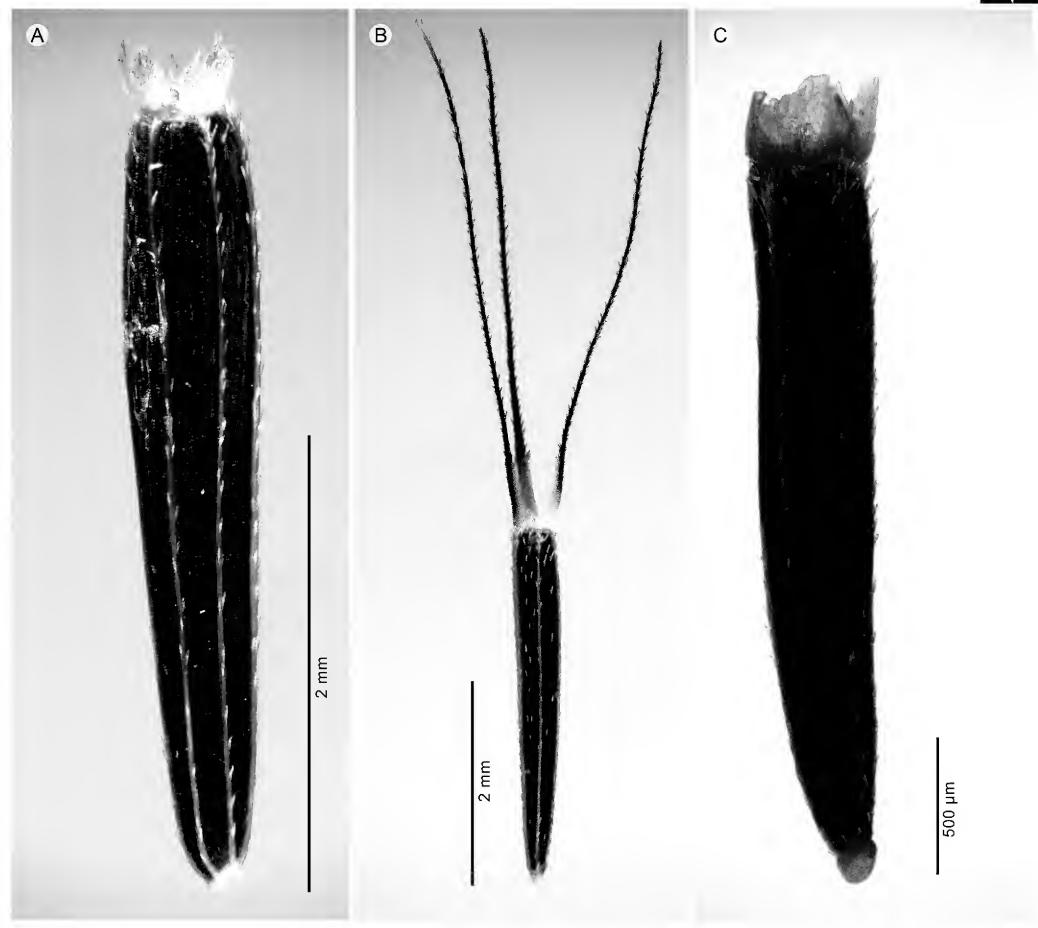


Figura 1: A, B. *Stevia aschenborniana* Sch. Bip., aquenios heteromorfos. A. idiocarpo con vilano de escamas; B. adelfocarpo con vilano de aristas alternando con escamas; C. *Stevia jorullensis* Kunth aquenio isomorfo con vilano coroniforme.

Materiales y Métodos

Se revisaron y estudiaron 252 especímenes del género *Stevia* recolectados en el estado de Morelos, los cuales representan 201 registros únicos. De ellos, 177 ejemplares de herbario están depositados en la colección del Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Además, se revisaron 75 especímenes adicio-

nales del género depositados en otros herbarios nacionales (ENCB, HUMO, IEB, SLPM, XAL) y del extranjero (LL, MO, TEX). Dichos especímenes fueron analizados y examinados cuidadosamente bajo el microscopio estereoscópico (Olympus SZ60, Tokyo, Japón) para elaborar las descripciones morfológicas y seleccionar aquellos caracteres de utilidad para la identificación de las especies. Con la información recopilada se elaboró una clave para

la identificación de los taxones dentro del estado y las descripciones del género y las especies. Igualmente, se tomaron muestras de los aquenios de un par de especies; una de ellas con aquenios heteromorfos (Stevia aschenborniana Sch. Bip.) y otra con aquenios isomorfos (Stevia jorullensis Kunth). Posteriormente, estos aquenios se observaron en el microscopio especializado (Zeiss Axio Zoom V16, Göttingen, Alemania) y fotografiaron (cámara AxioCam MRc5, Zeiss, Göttingen, Alemania) en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad del Instituto de Biología de la UNAM (Fig. 1). Los aquenios de S. aschenborniana se tomaron del ejemplar A. Ramírez 912 y los de S. jorullensis de P. Tenorio 21339, ambos depositados en MEXU. Por otro lado, a partir de la información de las etiquetas de herbario, se sintetizaron los datos sobre tipo de vegetación donde se les encontró, tiempos de floración y su distribución en el estado. Las localidades de recolecta se georreferenciaron para elaborar los mapas de distribución de cada especie en Morelos. Los mapas se realizaron usando el programa ArcGIS 10.0 (ESRI, 2010).

RESULTADOS

La revisión del material herborizado permitió la identificación de 25 especies de *Stevia* en el estado de Morelos, cinco de las cuales están representadas por variedades morfológicas. La mayoría de las especies (21) son plantas herbáceas, tanto anuales como perennes; solamente cuatro de ellas presentan algun grado de lignificación, ya sea con hábito sufruticoso o arbustivo.

El mayor número de especies se reporta del bosque de pino-encino (21); otro conjunto importante se ha registrado del bosque de encino (10). Varias especies toleran ambientes más termófilos, siendo además encontradas en zonas de baja altitud con bosque tropical estacionalmente seco (ocho). Por otra parte, ocho especies se registran de ambientes antrópicamente perturbados, ya sea como ruderales (*S. aschenborniana*, *S. purpusii* B.L. Rob., *S. salicifolia* Cav., *S. serrata* Cav., *S. subpubescens* Lag. y *S. triflora* DC.) o arvenses (*S. salicifolia*, *S. suaveolens* Lag. y *S. viscida* Kunth).

En el Apéndice 1 se mencionan los nombres que la literatura reporta como sinónimos de los nombres aceptados en este trabajo (Grashoff, 1972; Turner, 1997), además de algunas especies que fueron excluidas por no considerarlas parte de la flora del estado, consistiendo principalmente en identificaciones erróneas. Por otra parte, en el Apéndice 2 se incluyen algunas especies que se sospecha pudieran existir en Morelos, pero que hasta la fecha no se han observado especímenes que documenten fehacientemente su presencia.

Taxonomía

Stevia Cav., Icon. 4: 32. 1797.

TIPO: Stevia salicifolia Cav.

= Metastevia Grashoff, Brittonia 27: 69. 1975.

Hierbas anuales, con raíces primarias o perennes rizomatosas con raíces fasciculadas, sufrútices o arbustos; tallos erectos, a veces decumbentes, simples o ramificados, ramas superiores ascendentes a divaricadas, opuestas o alternas, teretes, color verdoso, parduscos o violáceorojizos, ligeramente estriados, con indumento piloso, hirsuto o estrigoso, a veces velutino o tomentoso, muchas veces con glándulas estipitadas, en ocasiones glabros o glabrescentes; hojas opuestas o alternas, distribuidas a lo largo del tallo, o a veces más o menos restringidas a la porción basal, pecioladas o sésiles, lámina por lo general simple, ovada a deltada, a veces lanceolada a linearlanceolada, elíptica u obovada o espatulada, ápice agudo a obtuso, margen entero a dentado, aserrado, o crenado, raras veces profundamente pinnatífido, base obtusa a cuneada, a veces decurrente sobre el pecíolo o formando una base pecioliforme, en ocasiones truncada a subcordada, color verdoso a veces morado o violáceo-rojiza, superficie adaxial glabra o con indumento piloso, hirsuto o estrigoso, a veces punteada con glándulas resinosas, subsésiles o con glándulas estipitadas, en ocasiones glutinosa, lustrosa o vernicosa, superficie abaxial glabra o más frecuentemente con indumento piloso, hirsuto o estrigoso,



a veces velutino a densamente tomentoso, a menudo punteada con glándulas resinosas, subsésiles, ocasionalmente con glándulas estipitadas, a veces glutinosa, lustrosa o vernicosa, triplinervada, ocasionalmente trinervada, las venas terciarias y de mayor orden formando una retícula, a veces muy resaltada, herbácea, a veces coriácea o membranosa; cabezuelas homógamas, discoides, dispuestas en grupos corimbiformes o glomerulares, compactos y densos, o paniculiformes, amplios y laxos, pedúnculos pilosos, estrigosos, hírtulos, velutinos o tomentosos, a menudo con glándulas estipitadas o punteado con glándulas resinosas, subsésiles, o ambas, raras veces glabro; involucro cilíndrico, uniseriado, formado por 5 brácteas iguales o subiguales, enteras o con bordes sinuosos poco profundos y desiguales, lineares a oblongas, agudas a obtusas en el ápice, glabras a estrigosas o pilosas, en ocasiones glandular-estipitadas o punteado con glándulas resinosas, subsésiles, herbáceas a cartáceas, color verdoso, frecuentemente morado o violáceo-rojizas en el ápice; receptáculo plano a ligeramente convexo, desnudo; flores 5 por cabezuela, perfectas, fértiles, corolas estrechamente infundibuliformes, pentámeras, con 5 lóbulos apicales, iguales o desiguales en longitud, color blanco, rosadas, violáceo-rojizas o moradas, a menudo el tubo y la garganta morados o violáceo-rojizos y los lóbulos blancos o rosado pálidos, glabras o con el tubo piloso, lóbulos a menudo pilosos en la superficie abaxial, garganta con un anillo piloso o de glándulas resinosas, subsésiles en la superficie adaxial; anteras obtusas en la base, apendiculadas, apéndices escariosos, a menudo elípticos u ovado-oblongos; ramas del estilo filiformes, largas, exertas, obtusas, generalmente papilosas; aquenios columnares a fusiformes, pentagonales, heteromorfos o isomorfos, glabros o frecuentemente hispidulosos, especialmente en las costillas y en el ápice, a veces punteados con glándulas resinosas, subsésiles; vilano de escamas translúcidas, libres o unidas en una corona conspicua o muy reducida, a menudo erosas o laceradas, por lo general con 1-5 aristas, aladas en la base, muchas veces color violáceo, en ocasiones solo aristas con la base alada amplia, muy rara vez ausente.

Género con unas 250 especies distribuidas desde el sur de Estados Unidos de América hasta Argentina y Brasil. En México se reconocen 116 especies, 25 de ellas del estado de Morelos; más de 90% de las especies (107) restringen su distribución a México y de estas endémicas del territorio nacional, 17 se registran en el estado.

Clave para la identificación de las especies de *Stevia* en el estado de Morelos

la.	Hierbas anuales o perennes
1b.	Sufrútices o arbustos
2a.	Cabezuelas dispuestas en grupos paniculiformes,
	amplios y laxos, pedunculadas (pedúnculos 5-30
	mm de largo); lóbulos de la corola desiguales en for-
	ma y tamaño
2b.	Cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes a
	glomerulares, compactos y densos, sésiles o subsé-
	siles; lóbulos de la corola iguales o casi iguales en
	tamaño o forma
3a.	Hojas alternas, formando fascículos distribuidos a lo
	largo del tallo
3b.	Hojas opuestas (a veces alternas sólo cerca de la in-
	florescencia)
4a.	Hierbas perennes, rizomatosas
4b.	Hierbas anuales, con raíz primaria 5
5a.	Hojas por lo general 3-lobuladas, lóbulos lineares a
	oblongos
5b.	Hojas no lobuladas, ovadas a subrómbicas u ovado-
	deltadas S. aschenborniana Sch. Bip.
6a.	Hojas opuestas (a veces alternas sólo cerca de la in-
	florescencia)
6b.	Hojas alternas o en fascículos alternos a lo largo del
	tallo
7a.	Hojas sésiles, lineares a oblongas o angostamente
	lanceoladas a oblanceoladas, por lo general connatas
	en la base
7b.	
	to, pero nunca evidentemente sésiles), a veces el pe-
	cíolo alado, si pareciendo sésiles, entonces elípticas
	a ovadas 8

8a.	Involucro y/o pedúnculos con glándulas estipitadas	16a.	Involucro estriguloso a estrigoso
	9		
8b.	Involucro y/o pedúnculos sin glándulas estipitadas, a	16b.	Involucro glabro a puberulento
	veces punteados con glándulas resinosas, subsésiles	17a.	Corolas color blanco
		17b.	Corolas color violáceo a violáceo-rojizas o moradas
9a.	Aquenios glabros S. monardifolia Kunth		
9b.	Aquenios hispídulos, al menos en el ápice 10	18a.	Hojas glabras o glabrescentes en ambas superficies
10a.	Superficie abaxial de las hojas puberulenta a tomen-		(aunque punteadas con glándulas resinosas), las ve-
	tulosa; pedúnculos sin glándulas estipitadas		nas formando una retícula notablemente resaltada en
			ambas superficies S. scabrella Benth. var. scabrella
10b.	Superficie abaxial de las hojas puberulenta a esparci-	18b.	Hojas puberulentas a pilosas (también punteadas con
	damente hirsuta o pilosa; pedúnculos con glándulas		glándulas resinosas, subsésiles), las venas sin formar
	estipitadas		una retícula resaltada S. ovata Willd. var. ovata
11a.	Ramas superiores divaricadas; aquenios por lo ge-	19a.	Hojas ovadas, algunas veces elípticas, deltadas o
	neral heteromorfos, el vilano de los adelfocarpos de		lanceoladas, nunca conduplicadas, por lo general pe-
	aristas y escamas, el de los idiocarpos coroniforme		cioladas, todas opuestas S. jorullensis Kunth
	(raras veces isomorfos y el vilano de aristas con es-	19b.	Hojas oblanceoladas, sésiles a subsésiles, condupli-
	camas, o coroniforme)		cadas, las superiores alternas
11b.	Ramas superiores ascendentes; aquenios con vilano		S. clinopodioides Greenm.
	de escamas libres o coroniforme	20a.	Corolas color blanco
		20b.	Corolas color violáceo a violáceo-rojizas o moradas
12a.	Hojas confinadas a la mitad o al tercio inferior de la		
	planta	21a.	Hojas con la superficie abaxial tomentosa, las venas
12b.	Hojas distribuidas a lo largo del tallo 14		de la superficie abaxial formando una retícula resal-
13a.	Tallo ascendente a ligeramente decumbente; ho-		tada S. hypomalaca B.L. Rob.
	jas todas pecioladas, ovadas a deltadas, aplanadas;	21b.	Hojas con la superficie abaxial glabrescente a pilosa,
	aquenios heteromorfos, los adelfocarpos con aristas		las venas de la superficie abaxial sin formar una retí-
	y escamas S. deltoidea Greene		cula resaltada S. serrata Cav. var. serrata
13b.	Tallo erecto; hojas superiores sésiles, las inferiores	22a.	Involucro con glándulas estipitadas; aquenios hete-
	pecioladas, elípticas a ovadas, conduplicadas; aque-		romorfos, los adelfocarpos con 3 aristas
	nios isomorfos, sin aristas S. iltisiana Grashoff		
14a.	Superficie abaxial de las hojas pilósula a tomentosa	22b.	Involucro sin glándulas estipitadas; aquenios iso-
			morfos, sin aristas S. pilosa Lag.
14b.	Superficie abaxial de las hojas glabra a estrigulosa o	23a.	Lóbulos de la corola glabros en la superficie abaxial
	estrigosa		
15a.	Hojas romboideas a ovado-lanceoladas, el indumen-	23b.	Lóbulos de la corola pubescentes en la superficie
	to de la superficie abaxial color blanquecino a grisá-		abaxial
	ceo	24a.	Aquenios isomorfos, con vilano de aristas; tallos
15b.	Hojas ovadas, rara vez lanceolado-elípticas, el indu-		glabros, verrucosos; hojas pecioladas, glabras (aun-
	mento de la superficie abaxial color amarillento		que punteadas con glándulas resinosas), vernicosas
			S. vernicosa Greenm



- 25a. Superficie abaxial de las hojas glabra (aunque punteada con glándulas resinosas); venas de las hojas formando una retícula notablemente resaltada en ambas superficies ... *S. scabrella* Benth. var. *scabrella*
- 1. *Stevia aschenborniana* Sch. Bip., Linnaea 25: 269. 1853. TIPO: MÉXICO. Localidad desconocida, 13.II.1842, *A. Aschenborn 652* (holotipo: P00704301!).

Hierbas anuales, con raíces fibrosas, 0.3-1.5 m de alto; tallo erecto, con glándulas estipitadas, las ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, pecioladas, lámina ovada a subrómbica u ovado-deltada, 2-5.5 cm de largo, 0.8-4 cm de ancho, margen aserrado a crenado, ápice agudo a obtuso, base truncada a cuneada, ambas superficies glabras a esparcidamente pilosas y punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, alada, 0.5-3 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos paniculiformes, amplios y laxos, pedúnculos 5-20 mm de largo, con glándulas estipitadas; involucro 4.5-6.5 mm de largo, piloso, por lo general con glándulas estipitadas; corolas 6-10 mm de largo, tubo y garganta color violáceo-rojizos a morados, lóbulos desiguales en forma y tamaño, color blanco, pilosos en la superficie abaxial; aquenios 2.5-4.5 mm de largo, hispidulosos, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos 3-4 aristas, 4-5.5 mm de largo, escamas, 0.1 mm de largo, el de los idiocarpos de escamas libres, 0.2-0.4 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*, *Quercus* y tropical caducifolio, ruderal.

Intervalo altitudinal: 1600-2290 m.

Floración: octubre a diciembre.

Distribución en México: Chihuahua, Coahuila, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Sinaloa.

Distribución en Morelos: principalmente al norte del estado; también al centro y suroeste (Fig. 2).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, km 61 autopista México - Cuernavaca, 2100 m, 20.X.1963, E. Matuda 37345 (MEXU); campos de lava cerca de Cuernavaca, 2250 m, 4.XI.1900, C. G. Pringle 9120 (MEXU). Municipio Emiliano Zapata, cerro cercano al pueblo de Tepetzingo, 1567 m, 5.XI.1997, A. Ramírez 912 (MEXU). Municipio Tepoztlán, 2.97 km con orientación 80.88° de la iglesia de Tepoztlán, 1919 m, 12.XI.2011, S. Block 1269 (MEXU); Paraje "El Tezcal", Santa Catarina, 1600 m, 4.XI.1985, E. Dávila s.n. (MEXU); Paraje Chicuacemac, cerca de Atongo, 1850 m, 30.X.1987, M. L. Espín 368 (HUMO); Paraje Texcal, Santa Catarina, 1650 m, 4.XI.1987, M. L. Espín 383 (ENCB, MEXU); alrededores de la Estación El Parque, 2300 m, 10.XI.1967, J. Flores 216 (ENCB, LL); Meztitla cerca del campo de entrenamiento de los Boy Scouts, 1750 m, 11.XI.1982, J. García 1718 (ENCB, MEXU, SLPM); km 61 autopista México - Cuernavaca, 2100 m, s.f., D. B. Gold 256 (ENCB, MEXU); Tepoztlán a Santo Domingo, L. Paray 1298 (ENCB, MEXU); San Juan Tlacotenco, 2320 m, 15.III.1998, T. Yahara 1305 (MEXU); above Tepoztlán, T. Yahara 2020 (MEXU); a lo largo de la carretera 115D cerca de la salida a Tepoztlán, 1680 m, 1.XII.2003, T. Yahara 2882 (MEXU); Tlacotenco, 2225 m, 2.XII.2003, T. Yahara 2884 (MEXU), 2895 (MEXU). Municipio Tlayacapan, barranca Tepecapa, 1920 m, 13.XI.2009, R. Hernández 97 (HUMO).

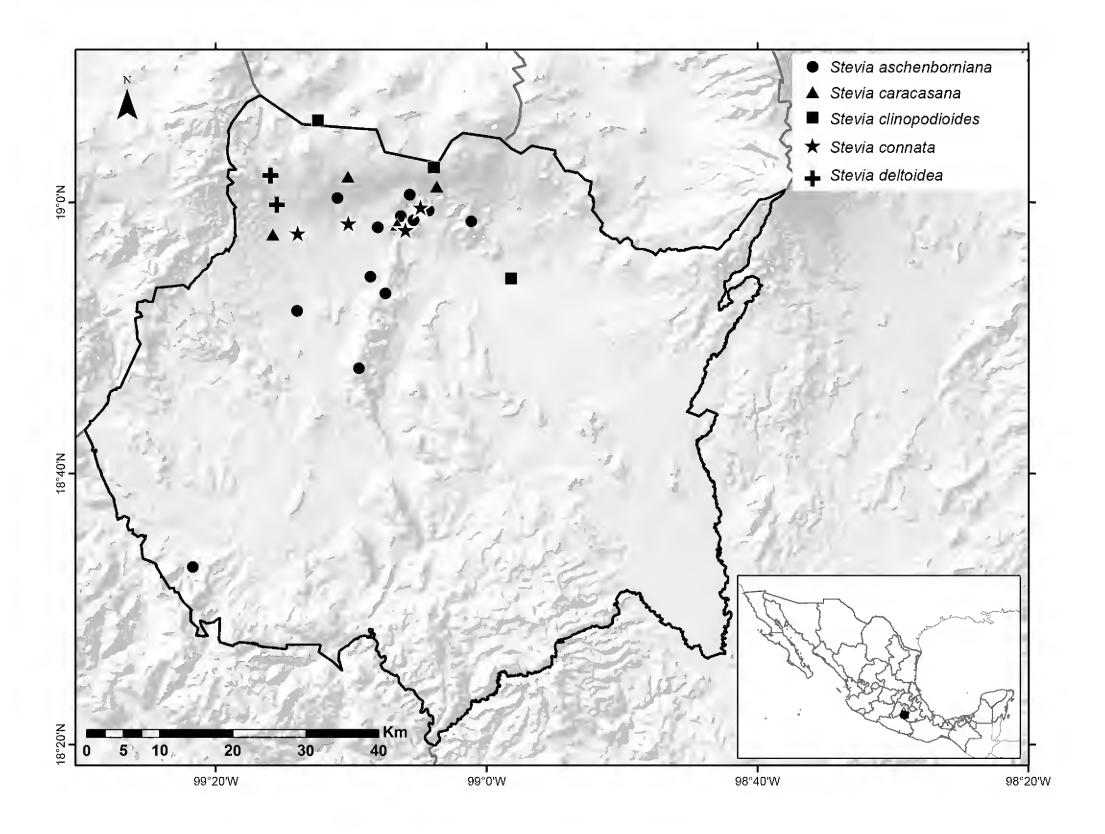


Figura 2: Distribución de *Stevia aschenborniana* Sch. Bip., *S. caracasana* DC., *S. clinopodioides* Greenm., *S. connata* Lag. y *S. deltoidea* Greene en el estado de Morelos.

2. *Stevia caracasana* DC., Prodr. 5: 119. 1836. TIPO: VENEZUELA. Caracas, 1829, *J. M. Vargas 108* (holotipo: G-DC00465278!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 1-1.5 m de alto; tallo erecto, puberulento a esparcidamente piloso y con glándulas estipitadas, ramas superiores divaricadas, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, pecioladas, lámina ovada, raras veces lanceolada o elíptica, 2-10(-15) cm de largo, 2-5(-8) cm de ancho, margen aserrado, crenado o dentado, ápice agudo a obtuso, base generalmente truncada a cuneada, gla-

bras a pilosas, el indumento color blanquecino, superficie abaxial puberulenta a esparcidamente pilosa, punteada con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, pecíolo alado, 0.5-3 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 2-5 mm de largo, con glándulas estipitadas; involucro 4.5-7 mm de largo, con glándulas estipitadas; corolas 4-7 mm de largo, tubo y garganta color violáceo-rojizos a morados, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, color blanco, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3.5-4.5 mm de largo, hispidulosos, por lo general heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 3-4(5) aristas, 5-8 mm de lar-



go, escamas, 0.1 mm de largo, el de los idiocarpos coroniforme, 0.1-0.3 mm de largo, raras veces isomorfos con vilano de aristas con escamas, o coroniforme.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus* y tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 300-3000 m.

Floración: diciembre a marzo.

Distribución en México: Chiapas, Ciudad de México, Colima, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas.

Distribución en Morelos: norte y noroeste del estado (Fig. 2).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, N de la barranca de Atzingo, 1700 m, 25.XI.1987, *E. Estrada 1883* (MEXU). Municipio Tepoztlán, 500 m de Santo Domingo Ocotitlán, 2000 m, 18.XI.1987, *M. L. Espín 424* (MEXU); cerro del Chalchi, Tepoztlán, 1800 m, 12.XI.1988, *M. L. Espín 604* (ENCB, MEXU); entre Santa Catarina y Ahuatepec, *R. Medina 162* (MEXU).

3. Stevia clinopodioides Greenm., Proc. Amer. Acad. Arts. 32: 307. 1897. TIPO: MÉXICO. Ciudad de México, Serranía de Ajusco, 2896 m, 22.X.1896, *C. G. Pringle 6594* (holotipo: GH00012716!, isotipos: AC00319555!, BR0000005522880!, CAS0004683!, CM2548!, E00413744!, ENCB003068!, F0051490F!, GOET002049!, JE00004586!, K000488685!, M0029519!, MEXU!, MIN1002531!, MO191373!, MSC0092899!, NDG52773!, NY00260081!, P00704317!, S06-21181!, TEX00000395!, UC86434!, US00146017!, VT027799!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.1-0.45 m de alto; tallo erecto, puberulento a densamente pubescente, ramas superiores ascendentes, alternas; hojas opuestas, las superiores alternas, distribuidas a lo largo del tallo, subsésiles, el pecíolo muy corto, pero nunca evidentemente sésiles, lámina oblanceolada, conduplicada, 1.5-4.5 cm de largo, 0.5-1.2 cm de ancho, margen crenado, ápice obtuso, base cuneada, glabra a esparcidamente pilosa, sobre todo en el margen y en las venas, indumento color blanquecino, punteada en ambas superficies con glándulas resinosas, triplinervadas; cabezuelas dispuestas en glomérulos, pedúnculos 2-4 mm de largo, puberulentos; involucro 6-8 mm de largo, piloso; corolas 3.5-5 mm de largo, color morado o violáceo-rojizas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3-3.5 mm de largo, esparcidamente hispidulosos hacia el ápice, isomorfos; vilano coroniforme, 0.2-0.4 mm de largo, raras veces uno de los aquenios con 1-2 aristas, hasta 3 mm de largo.

Hábitat: bosque de Pinus y de Pinus-Quercus.

Intervalo altitudinal: 3000-3100 m.

Floración: julio a octubre.

Distribución en México: Ciudad de México, Estado de México, Michoacán, Morelos y Veracruz.

Distribución en Morelos: norte y noreste del estado (Fig. 2).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Huitzilac, 6 km N of Tres Cumbres, *C. G. Lyons Jr. 120* (MEXU). Municipio Tepoztlán, Santo Domingo Ocotitlán, 2950 m, 21.X.1987, *M. L. Espín 301* (ENCB, MEXU, TEX). Municipio Yautepec, Oaxtepec, 31.VIII.1952, *F. Gallegos 403* (MEXU).

4. *Stevia connata* Lag., Gen. Sp. Pl. 27. 1816. TIPO: MÉ-XICO. México, s.f., *anónimo s.n.* (holotipo: probablemente MA, no visto).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.5-2 m de alto; tallo erecto, glabro a esparcidamente puberulento, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, sésiles, lámina linear-oblonga a estrechamente lanceolada, a menudo conduplicada y curvado-reflexa, 4.5-11 cm de largo, 0.8-1.3 cm de ancho, margen crenado a serrado, ápice agudo, base por lo general connata, a veces atenuada a truncada, glabra, aunque la superficie abaxial punteada con glándulas resinosas, subsésiles, trinervada, tres venas principales casi paralelas al margen, resaltadas en superficie abaxial; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 0.5-10 mm de largo, pilosos; involucro 4.5-6 mm de largo, glabro a puberulento; corolas 6-10 mm de largo, color blanco, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, glabros en superficie abaxial; aquenios 2.5-3.7 mm de largo, hispidulosos, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 3 aristas, 4-5 mm de largo, escamas, 0.5 mm de largo, el de los idiocarpos de escamas libres, 0.3-0.7 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Quercus* y tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 610-2450 m.

Floración: agosto a noviembre.

Distribución en México: Estado de México, Guerrero, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla.

Distribución en Morelos: norte y noroeste del estado (Fig. 2).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, 2 km después de la entrada a Cuernavaca, entrando por la autopista México - Cuernavaca, XI. 1981, *A. Ortega 90* (MEXU). Municipio Tepoztlán, km 15 carretera Cuernavaca - Tepoztlán, 1670 m, 18.X.1987, *M. L. Espín 292* (ENCB, MEXU); Sierra Chalchi, al S de Tepoztlán, ladera N, 20.X.1946, *F. Miranda 3797*

(MEXU); cerro Chalchi, cerca de Tepoztlán, VIII.1955, L. Paray 1725 (ENCB, MEXU).

Stevia deltoidea Greene, Pittonia 3: 31. 1896. TIPO: MÉXICO. Oaxaca, Sierra de San Felipe, 6.X.1894.
 C. G. Pringle 4976 (holotipo: GH00012720!, isotipos: BR0000005533909!, CM2550!, MEXU!, MSC0092903!, NDG52775!, NY00260084!, RSA0001601!, TEX00373447!, UC86465!, US00146020!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.5-0.8 m de alto; tallo ascendente a ligeramente decumbente, puberulento a piloso, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, en su mayor parte confinadas a la mitad o al tercio inferior de la planta, pecioladas, lámina ovada a deltada, 2.5-4.5 cm de largo, 1.5-4 cm de ancho, margen crenado, ápice obtuso a redondeado, base obtusa a cuneada, superficie adaxial glabra a esparcidamente pilosa, indumento color blanquecino, a veces punteada con glándulas resinosas, superficie abaxial pilosa, principalmente a lo largo de las venas, punteada con glándulas resinosas, triplinervada, pecíolo alado, piloso, 1-2.5(-4.5) cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 5-20 mm de largo, puberulentos; involucro 3.5-6 mm de largo, puberulento; corolas 5-6 mm de largo, color morado, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 2.5-3.5 mm de largo, hispidulosos en el ápice, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 3 aristas, 4-5 mm de largo, escamas, 0.4-0.5 mm de largo, el de los idiocarpos coroniforme, 0.5 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*, *Quercus* y tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 1800-2600 m.

Floración: octubre a noviembre.

Distribución en México: Aguascalientes, Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Guerrero,



Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Tlaxcala y Veracruz.

Distribución en Morelos: sólo conocida por un par de recolectas al noroeste del estado (Fig. 2).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, carretera México - Cuernavaca km 53, 2450 m, 25.X.1959, *J. Espinosa 221b* (MEXU); Cuernavaca, 2050 m, 7.XI.1969, *G. B. Hinton 17456Bis* (MEXU).

Turner (1997) utilizó el nombre de *Stevia hirsuta* DC. (publicado en octubre de 1836) como el nombre correcto para esta especie. Sin embargo, *S. hirsuta* es un homónimo de *S. hirsuta* Hook. & Arn. (publicada en marzo de 1836), la cual es una especie sudamericana.

6. *Stevia eupatoria* (Spreng.) Willd., Sp. Pl. 3: 1775. 1804. TIPO: desconocido.

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.2-0.8 m de alto; tallo erecto, estrigoso a puberulento, con glándulas estipitadas, ramas superiores ascendentes, alternas; hojas alternas o en fascículos alternos dispuestos a lo largo del tallo, sésiles, lámina linear-oblonga a estrechamente oblanceolada, 1.2-3.7 cm de largo, 3-8 cm de ancho, margen entero a serrado, ápice obtuso, base obtusa a cuneada, estrigoso-puberulenta a pilosa, punteada en ambas superficies con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 4 mm de largo, puberulentos, con glándulas estipitadas; involucro 5-7 mm de largo, con glándulas estipitadas y glándulas resinosas, subsésiles; corolas 5-6.5 mm, color violáceo, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3-4 mm de largo, hispidulosos en el ápice, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 3 aristas, 3-6 mm de largo, escamas, 0.5-1.5 mm de largo, el de los idiocarpos de escamas libres, 0.5-1.5 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*.

Intervalo altitudinal: 2350-2900 m.

Floración: julio a noviembre.

Distribución en México: Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz.

Distribución en Morelos: sólo conocida por una recolecta al norte del estado (Fig. 3).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Tepoztlán, Tepozteco, 19.IX.1938, *E. Lyonnet* 2537 (MEXU).

7. *Stevia hypomalaca* B.L. Rob., Contr. Gray Herb. 90: 13. 1930. TIPO: MÉXICO. Morelos, mountain side above Cuernavaca, 1981 m, 2.X.1896, *C. G. Pringle 6603* (holotipo: GH00012730!, isotipos: BR0000005533589!, E00413738!, F0051497F!, JE00004472!, K000488693!, MEXU!, MO191370!, NDG52768!, NY00260090!, P00704251!, S06-21179!, TEX00373450!, UC86457!, US00146039!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-1.5 m de alto; tallo erecto, tomentoso, ramas superiores ascendentes, alternas; hojas alternas o en fascículos alternos dispuestos a lo largo del tallo, sésiles, lámina oblanceolada a espatulada, reflexa, 1.3-3.5 cm de largo, 0.4-1 cm de ancho, margen entero a crenado, ápice obtuso, base atenuada, superficie adaxial densamente pilosa, superficie abaxial tomentosa, indumento color blanquecino a grisáceo, con glándulas resinosas, subsésiles debajo del indumento, triplinervada, venas de superficie abaxial formando una retícula notablemente resaltada; cabezuelas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 2-15 mm de largo, vilosos; involucro 4.5 mm de largo, tomentoso; corolas 7 mm de largo, color blanco, lóbulos iguales o casi iguales en tama-

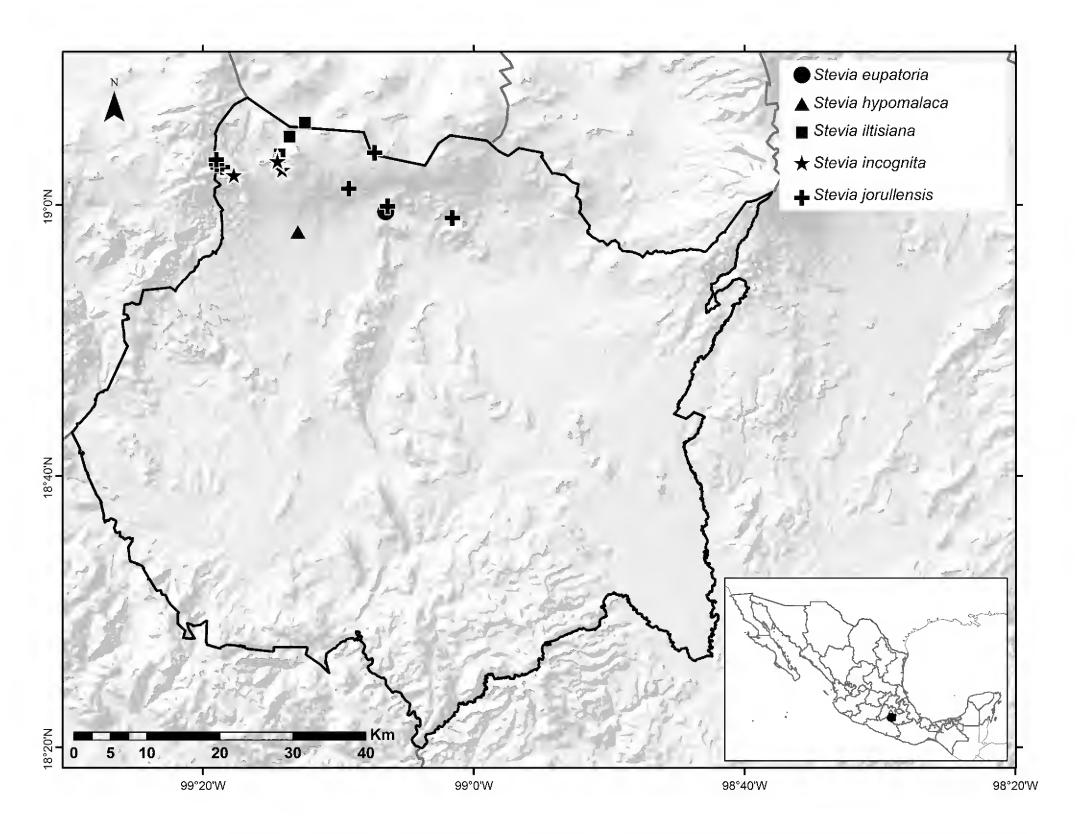


Figura 3: Distribución de *Stevia eupatoria* (Spreng.) Willd., *S. hypomalaca* B.L. Rob., *S. iltisiana* Grashoff, *S. incognita* Grashoff y *S. jorullensis* Kunth en el estado de Morelos.

ño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 2.2-2.7 mm de largo, densamente hispidulosos, isomorfos; vilano 3-5 aristas, 4 mm de largo, escamas libres, 0.5-0.7 mm de largo.

Habitat: bosque de Quercus.

Intervalo altitudinal: 1981 m.

Floración: noviembre.

Distribución en México: Estado de México, Guerrero y Morelos.

Distribución en Morelos: sólo conocida por un par de recolectas, incluyendo a la colección tipo, al noroeste del estado (Fig. 3).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, Cuernavaca, C. G. Pringle 1608 (fotografía MEXU).

Stevia hypomalaca se puede llegar a confundir con S. serrata Cav., de la cual se diferencia debido a que S. serrata tiene la superficie abaxial de las hojas glabrescente a pilosa, y aunque sus venas forman una retícula, ésta no



está resaltada. En contraste, *S. hypomalaca* tiene la superficie abaxial de las hojas tomentosa y sus venas forman una retícula notablemente resaltada.

8. *Stevia iltisiana* Grashoff, Brittonia 26: 354. 1974. TIPO: MÉXICO. Ciudad de México, lava fields ca. 2 km SSW of La Cima RR station, on either side of old highway 95, on top of Serrania de Ajusco, 3109 m, 14.VIII.1960, *H. H. Iltis 948* (holotipo: UC1306958! isotipos: MEXU!, MICH1107747!, TEX00373451!, WIS0257035WIS!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.3-0.6 m de alto; tallo erecto, puberulento a esparcidamente piloso, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, en su mayor parte confinadas a la mitad o al tercio inferior de la planta, las superiores sésiles, las inferiores pecioladas, lámina elíptica a ovada, conduplicada, 2.5-4.5 cm de largo, 1-3 cm de ancho, margen crenado o aserrado, ápice obtuso a redondeado, base obtusa a cuneada y ligeramente decurrente sobre el pecíolo, puberulenta a esparcidamente pilosa, indumento color blanquecino, punteada en ambas superficies con glándulas resinosas, subsésiles, aunque más notables en la abaxial, triplinervada, pecíolo estrechamente alado, 5-15 mm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 5-20 mm de largo, puberulentos a pilosos, involucro 5-6 mm de largo, glabro o glabrescente; corolas 3.5-5 mm de largo, color violáceo-rojizas a moradas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 2.5-3.7 mm de largo, esparcidamente hispidulosos, isomorfos; vilano coroniforme, 0.2-0.4 mm de largo.

Hábitat: bosque de Quercus.

Intervalo altitudinal: 2650-3000 m.

Floración: septiembre a enero.

Distribución en México: Ciudad de México, Hidalgo, Morelos, Puebla, San Luis Potosí y Veracruz.

Distribución en Morelos: noroeste del estado (Fig. 3).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Huitzilac, km 45 de la carretera federal México - Cuernavaca, 25.IX.1977, *J. Calderón 12* (MEXU); km 59 de la carretera México - Cuernavaca, 2800 m, 23.X.1982, *R. Vázquez s.n.* (MEXU); Lagunas de Zempoala, 2925 m, 1.VIII.1949, *J. G. Teer 49* (MEXU).

Stevia iltisiana es muy similar a S. jorullensis, de la que se distingue principalmente porque S. jorullensis tiene las hojas distribuidas a lo largo del tallo, por lo general son todas pecioladas y agudas en el ápice. En contraste, S. iltisiana tiene las hojas confinadas a la mitad o al tercio inferior de la planta, las hojas superiores son sésiles y las inferiores pecioladas y son obtusas a redondeadas en el ápice.

9. *Stevia incognita* Grashoff, Brittonia 26: 357. 1974. TIPO: MÉXICO. Chiapas, Tenejapa, colonia Ach'lum, 2773 m, 10.X.1966, *A. S. Ton 1347* (holotipo: MICH1107748!, isotipo: NY00260091!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-1.5 m de alto; tallo erecto, puberulento, a menudo con glándulas estipitadas en la parte superior, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, pecioladas, lámina ovada, 3-5 cm de largo, 1.7-3 cm de ancho, margen aserrado a dentado, raras veces crenado, ápice agudo, base por lo general cuneada a obtusa, muy rara vez truncada, ligeramente decurrente, superficie adaxial glabra a pilosa, superficie abaxial puberulenta a esparcidamente hirsuta, en especial a lo largo de las venas, indumento color blanquecino, ambas superficies punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, pecíolo alado, 1-3 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 2-5.5 mm de largo, con glándulas estipitadas; involucro 6.5-8.5 mm de largo, con glándulas estipitadas; corolas 5-6.5 mm de largo, color morado, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3.5-4.5 mm de largo, hispidulosos, isomorfos; vilano de escamas libres o coroniforme, 0.5(-1) mm de largo.

Hábitat: bosque de Pinus-Quercus.

Intervalo altitudinal: 1600-3000 m.

Floración: octubre a diciembre.

Distribución en México: Chiapas, Ciudad de México, Coahuila, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Queretáro y Veracruz.

Distribución en Morelos: noroeste del estado (Fig. 3).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Huitzilac, Rancho San Lorenzo km 53.5 de la carretera federal México - Acapulco, 2660 m, 7.IX.1989, *I. Díaz 1137* (MEXU); 500 m al SO Lagunas Zempoala y 6 km al O de Huitzilac, 26.X.1986, *G. Flores 351* (MEXU); Tres Marías camino a Zempoala, 2800 m, 8.XI.1995, *T. Yahara 214* (MEXU), *215* (MEXU), *217* (MEXU).

10. Stevia jorullensis Kunth, Nov. Gen. Sp. 4: 112. 1820. TIPO: MÉXICO. Michoacán, crescit in monti ignivomo Jorullo, 1044 m, octubre (sin año), A. J. A. Bonpland y F. W. H. A. von Humboldt s.n. (holotipo: P00320134!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-1 m de alto; tallo erecto, piloso, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, por lo general pecioladas, raras veces sésiles o subsésiles, lámina ovada, algunas veces elíptica, deltada o lanceolada, 1.5-5(-8) cm de largo, 1-3(-5) cm de ancho, margen aserrado o dentado, raras veces crenado, ápice agudo, base cuneada, glabra a pilosa, indumento color blanquecino, punteada con glándulas resinosas en ambas superficies, triplinervada, a veces trinervada en hojas sésiles, pecíolo estrechamente alado, 0-1.5 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 5-12 mm de largo, puberulentos a pilosos; involucro 5-8 mm de largo, puberulento; corolas 3-5 mm de largo, color violáceo a moradas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3-4 mm de largo, hispidulosos en el ápice, isomorfos; vilano de escamas libres o coroniforme, 0.4-0.8 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Abies*, *Pinus*, *Pinus-Quercus* y *Quercus*.

Intervalo altitudinal: 2350-3000 m.

Floración: agosto a noviembre.

Distribución en México: Chiapas, Ciudad de México, Coahuila, Durango, Estado de México, Morelos, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas.

Distribución en Morelos: norte y noroeste del estado (Fig. 3).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Huitzilac, Parque Nacional Lagunas de Zempoala, 2900 m, 24.IX.1986, *L. Cardoso 206* (MEXU); autopista México - Cuernavaca km 55, *J. Espinosa 252* (MEXU); carretera México - Cuernavaca km 40, 6.X.1989, *M. Martínez 52* (MEXU); Dos Ríos, Estación de FCN, *F. Salazar s.n.* (MEXU); Zempoala, 2800 m, 8.XI.1995, *T. Yahara 208* (MEXU). Municipio Tepoztlán, San Juan Tlacotenco, 2920 m, 1.VIII.1987, *M. L. Espín 110* (MEXU, TEX); a pie del cerro Tepoztlán, 2350 m, 10.XI.1999, *T. Yahara 2032* (MEXU).

Stevia micradenia B.L. Rob., Contr. Gray Herb., 64:
 1922. TIPO: MÉXICO. Michoacán, dry hills near Pátzcuaro, 24.XI.1891, C. G. Pringle 5051 (holoti-



po: GH00012747!, isotipos: K000488605!, MEXU!, US00146045!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.3-1.5 m de alto; tallo erecto, glabro a puberulento, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, la mayoría confinadas a la mitad o al tercio inferior de la planta, pecioladas, lámina ovada a lanceolada, 2-5 cm de largo, 1.5-3.5 cm de ancho, margen crenado o serrado-crenado, ápice obtuso, ocasionalmente agudo, base obtusa, superficie adaxial glabra, márgenes densamente puberulentos, superficie abaxial glabra a puberulenta, indumento color blanquecino, punteada con glándulas resinosas, subsésiles en ambas superficies, triplinervada, pecíolo 1-3 cm de largo; cabezuelas en grupos paniculiformes, amplios y laxos, pedúnculos hasta 20 mm de largo, con glándulas estipitadas; involucro ca. 5 mm, con glándulas estipitadas; corolas ca. 4.5 mm de largo, color blanco, lóbulos desiguales en forma y tamaño, pilosos en superficie abaxial; aquenios ca. 2.5 mm de largo, hispidulosos, isomorfos; vilano coroniforme, 0.3-0.5 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*.

Intervalo altitudinal: 1710-2250 m.

Floración: octubre a diciembre.

Distribución en México: Baja California, Chihuahua, Ciudad de México, Coahuila, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa y Zacatecas.

Distribución en Morelos: norte y noroeste del estado (Fig. 4).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Tepoztlán, 2 km al NO de Amatlán, 1710 m, 8.XII.1987, *M. L. Espín 490* (MEXU); Tepoztlán, X.1945, *F. Miranda 3769* (MEXU).

12. *Stevia monardifolia* Kunth, Nov. Gen. Sp. 4: 115. 1820. TIPO: MÉXICO. Michoacán, Morelia, 1980 m, octubre (sin año), *A. J. A. Bonpland y F. W. H. A. von Humboldt s.n.* (holotipo: P00320142!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-1.2 m de alto; tallo erecto, puberulento a tomentuloso, por lo general con glándulas estipitadas en la parte superior, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, pecioladas, lámina ovada, rara vez ovado-lanceolada, 3-12 cm de largo, 2-7 cm de ancho, margen crenado o crenado-serrado, ápice agudo a acuminado, base cuneada a cordada, superficie adaxial glabra a moderadamente puberulenta o hirsuta, superficie abaxial glabrescente a tomentulosa, indumento color blanquecino, ambas superficies punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, pecíolo alado, 1.2-4.5 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 3-8 mm de largo, pilosos y con glándulas estipitadas; involucro 5.5-8 mm de largo, con glándulas estipitadas; corolas 5-7 mm de largo, color violáceo a moradas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, a veces color blanco, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3-4.5 mm de largo, glabros, isomorfos; vilano coroniforme, ca. 0.2 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*.

Intervalo altitudinal: 2500-3400 m.

Floración: agosto a enero.

Distribución en México: Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz.

Distribución en Morelos: principalmente al norte del estado y también al noroeste (Fig. 4).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Huitzilac, volcán las Palomas, Corredor Biológico

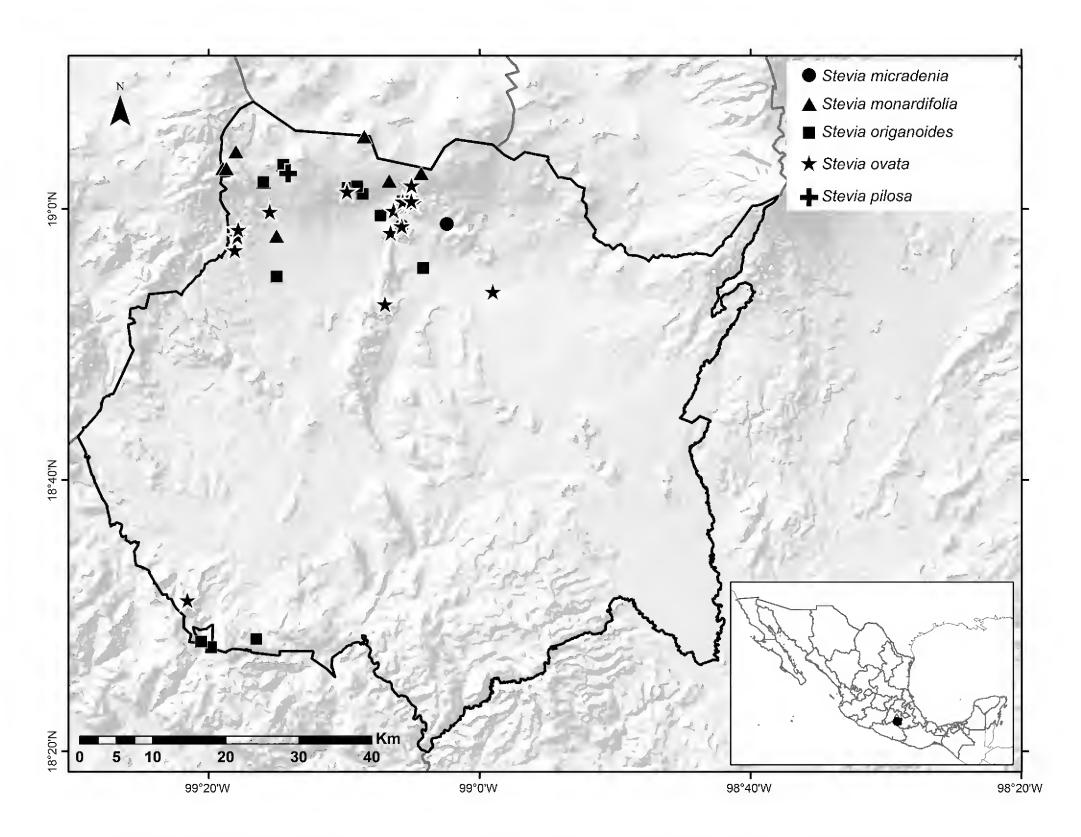


Figura 4: Distribución de *Stevia micradenia* B.L. Rob., *S. monardifolia* Kunth, *S. origanoides* Kunth, *S. ovata* Willd. y *S. pilosa* Lag. en el estado de Morelos.

Ajusco - Chichinautzin, 2500 m, 22.XI.2007, *T. Amezcua 13* (MEXU); ladera S del Lago Acoyotongo, 2850 m, 2.XII.1988, *J. R. Bonilla 557* (HUMO); ladera oeste Lago Hueyapan, 2840 m, 3.XII.1988, *J. R. Bonilla 576* (HUMO, MEXU); Tres Marías, 50 km al SO de la Ciudad de México, *J. Calderón 72* (MEXU); 53 km autopista México - Cuernavaca, *J. Espinosa 22a* (MEXU); 40 km autopista México - Cuernavaca, *E. Matuda 37348* (MEXU); km 12 carr. Huitzilac - Lagunas de Zempoala, 2780 m, 14.IX.1989, *R. Ramírez 426* (HUMO); camino de Tres Marías a Zempoala, 2800 m, 8.XI.1995, *T. Yahara 200* (MEXU), *220* (MEXU), *221* (MEXU), *222*

(MEXU). Municipio Tepoztlán, 2.85 km de la Iglesia de San Juan Tlacotenco, 2800 m, 9.XI.2011, *S. Block 1196* (MEXU); 5.5 km al N de Santo Domingo Ocotitlán, 2870 m, 11.X.1987, *M. L. Espín 256* (MEXU, TEX). Municipio Tetela del Volcán, Barrancas, IV.1955, *E. Lyonnet 550400011* (MEXU).

13. *Stevia origanoides* Kunth, Nov. Gen. Sp. 4: 115. 1820. TIPO: MÉXICO. Michoacán, crescit in convalli Sancti Jacobi (Provincia Mechoacanensi), 1530-1800 m, octubre (sin año), *A. J. A. Bonpland y F. W. H. A. von Humboldt s.n.* (holotipo: P00320141!).



Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.5-1 m de alto; tallo erecto, puberulento a piloso o estrigoso, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, a menudo las superiores alternas, distribuidas a lo largo del tallo, subsésiles a pecioladas, lámina lanceolada, lanceolado-oblonga o elíptica, raras veces oblanceolada u ovada, 4-10(-15) cm de largo, 0.6-4 cm de ancho, margen serrado u ocasionalmente entero, ápice agudo a obtuso, base atenuada a decurrente, ambas superficies glabras a estrigulosas o estrigosas, indumento color blanquecino, por lo general punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, pecíolo alado, 0-2.5 cm de largo; cabezuelas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 2-12 mm de largo, puberulentos a estrigosos; involucro 3.5-4.5 mm de largo, estriguloso a estrigoso; corolas 3.5-5 mm de largo, tubo y garganta color blanco a rosado pálidos, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, color blanco, pilosos en superficie abaxial; aquenios ca. 3 mm de largo, hispidulosos, al menos en el ápice, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 3 aristas, 4 mm de largo, escamas 0.3-0.5 mm de largo, el de los idiocarpos de escamas libres o coroniforme, 0.3-0.5 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus* y tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 1800-2900 m.

Floración: octubre a diciembre.

Distribución en México: Aguascalientes, Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Ciudad de México, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas.

Distribución en Morelos: norte y norte noroeste del estado (Fig. 4).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, barrancas cerca de Cuernavaca, Pringle 6193 (MEXU). Municipio Huitzilac, 53 km autopista Cuernavaca, 2370 m, 9.XI.1958, J. Espinosa 107 (MEXU); camino de Tres Marías a Zempoala, 2800 m, 8.XI.1955, T. Yahara 210 (MEXU), 212 (MEXU). Municipio Puente de Ixtla, 1 km al SE de El Zapote, 1763 m, 24.X.2013, R. Ramirez 3798 (HUMO, MEXU), 3811 (HUMO, MEXU). Municipio Tepoztlán, Pedregal de La Pera, 6.36 km de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 2535 m, 3.XI.2010, S. Block 390 (MEXU), 391 (MEXU); 2.47 km de la iglesia del pueblo de Tepoztlán, 1850 m, 17.X.2010, S. Block 879 (MEXU); 1.11 km de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 2145 m, 17.XI.2011, S. Block 1244 (MEXU); 3 km NO de Yautepec sobre la carretera federal Tepoztlán, 15.XI.1986, E. F. Cabrera 12238 (MEXU); carretera Cuernavaca - Tepoztlán, F. Miranda 4799 (MEXU); near Parque Station, C. G. Pringle 8703 (LL, MEXU); camino de terracería de Tepoztlán a Coajomulco, 2485 m, 8.XII.2012, G. A. Salazar 8521 (MEXU). Municipio Tlayacapan, cerro El Sombrerito, 1.5 km de la Capilla del Tránsito, 1700 m, 22.X.1990, R. Cerros 157 (HUMO); barranca Tepecapa, 1920 m, 13.XI.2009, R. Hernández 101 (HUMO).

14. *Stevia ovata* Willd., Enum. Pl. 2: 855. 1809. TIPO: cultivado a partir de semillas colectadas en México, *Lagasca s.n.* (posible holotipo: B15204-010!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-1.2 m de alto; tallo erecto, crispado-puberulento a piloso, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, subsésiles a pecioladas, lámina ovada a rómbica, rara vez ovado-lanceolada o elíptica, 2.5-9 cm de largo, 1.5-5 cm de ancho, margen crenado-dentado o serrado, ápice agudo a obtuso, base obtusa a decurrente, ambas superficies esparcidamente puberulentas a pilosas, el indumento color blanquecino, punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, las venas sin formar una retícula resaltada, pecíolo alado, 0-2.5 cm de largo; cabezuelas dispuestas en

grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 5-25 mm de largo, puberulentos a tomentulosos; involucro 3.5-7 mm de largo, esparcidamente a moderadamente pilósulo; corolas 3-5 mm de largo, tubo y garganta color blanco a rosado pálidos, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, color blanco, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3-4 mm de largo, hispidulosos, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 1-3 aristas, 3.5-5 mm de largo, escamas hasta 0.4 mm de largo, el de los idiocarpos de escamas libres o coroniforme, 0.2-1 mm de largo, o bien isomorfos, vilano de escamas libres o coroniforme.

Hábitat: bosque de *Pinus* y *Pinus-Quercus*.

Intervalo altitudinal: 1200-2650 m.

Floración: agosto a enero.

Distribución en México: Chihuahua, Chiapas, Ciudad de México, Coahuila, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Querétaro, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas y Veracruz.

Distribución en Morelos: principalmente al norte del estado; también al noroeste y al noreste (Fig. 4).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Amacuzac, barranquilla que baja a la cascada en la comunidad de El Zoquital, 1305 m, 23.XII.2013, *R. Ramírez 4331a* (HUMO, MEXU). Municipio Tepoztlán, 1.16 km al oeste de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 1735 m, 13.XI.1987, *S. Block 402* (MEXU); 1.5 km al este de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 2650 m, 22.XI.2010, *S. Block 529* (MEXU); 1.55 km al oeste de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 2121 m, 13.XI.2011, *S. Block 1309* (MEXU); cerro del Chalchi, 1735 m, 13.XI.1987, *M. L. Espín 402* (MEXU, TEX); Tepoztlán, X.1945, *F. Miranda 3776* (MEXU). Municipio Yautepec, 5 km al oeste de Oaxtepec, por la autopista Cuernavaca - Cuautla, 18.XI.1980, *J. Calderón 66* (MEXU);

3.72 km al este de Yautepec, 1650 m, 16.VIII.1949, *J. R. Dixon 69* (MEXU).

Especie con tres variedades, de las cuales sólo la variedad típica (*Stevia ovata* Willd. var. *ovata*) se encuentra en Morelos.

15. *Stevia pilosa* Lag., Gen. Sp. Pl. 26. 1816.TIPO: MÉ-XICO. Guanajuato, near Guanajuato, s.f., *D. L. Neé s.n.* (lectotipo: MA245792!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.3-0.7 m de alto; tallo erecto, puberulento a piloso, ramas superiores ascendentes, alternas; hojas alternas, distribuidas a lo largo del tallo, sésiles, lámina linearoblonga a subespatulada, 1.5-4.5 cm de largo, 0.2-1.4 cm de ancho, margen entero a serrado, ápice obtuso, base atenuada a obtusa, glabra a esparcidamente pilosa, indumento color blanquecino, punteada con glándulas resinosas, subsésiles, en ambas superficies, trinervada; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos pilosos, 2-3 mm de largo; involucro 5-7 mm de largo, esparcidamente puberulento; corolas 5-7 mm de largo, color violáceo a moradas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 4-5 mm de largo, hispidulosos hacia el ápice, isomorfos; vilano de escamas libres, sin aristas, 1-2 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus* y tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 1800-3200 m.

Floración: junio a septiembre.

Distribución en México: Aguascalientes, Ciudad de México, Coahuila, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas.



Distribución en Morelos: noroeste del estado (Fig. 4).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Huitzilac, Rancho San Lorenzo 53.5 km de la carretera federal México - Acapulco, al SO del poblado de Tres Marías, 2660 m, 7.IX.1989, *I. Vilchis 1040* (MEXU); 4 km N of Tres Marías, 47.5 km from Mexico City, *T. Yahara 28* (MEXU). Municipio Tepoztlán, 10 km al NO de San Juan Tlacotenco, 2980 m, 16.VIII.1987, *M. L. Espín 142* (MEXU).

16. Stevia purpusii B.L. Rob., Contr. Gray Herb. 90: 18. 1930. TIPO: MÉXICO. Morelos, arriba de Cuernavaca, 2440 m, 19.XI.1902, C. G. Pringle 11294 (holotipo: GH00012766!, isotipos: ASU0018417!, BRIT24096!, F0051520F!, LL00373461!, MICH1107762!, MO191362!, NY00260125!, RSA0001609!, UC1168154!, US00146075!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-0.8 m de alto; tallo erecto, puberulento a subtomentoso, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, pecioladas, lámina ovada a lanceolada, 3-5 cm de largo, 1-3.5 cm de ancho, margen crenado a serrado, ápice agudo a obtuso, base cuneada a obtusa, puberulentas a tomentulosas en ambas superficies, indumento color blanquecino, punteadas con glándulas resinosas, subsésiles en ambas superficies, triplinervada, pecíolo alado, 0.5-2 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, ramas opuestas, pedúnculos tomentulosos, 1-2 mm de largo; involucro 5-7 mm de largo, con glándulas estipitadas y algunas veces tomentulosas; corolas 4-5 mm de largo, tubo y garganta color violáceo a morados, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, a menudo color blanco, pilosos en superficie abaxial; aquenios 3-3.5 mm de largo, esparcidamente hispidulosos, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 3 aristas, 3.5 mm de largo, escamas libres o coroniforme, ca. 0.4 mm de largo, o bien, isomorfos, vilano de escamas libres o coroniforme, 0.3-0.5 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus* y de *Quercus*, ruderal.

Intervalo altitudinal: 1500-3700 m.

Floración: septiembre a diciembre.

Distribución en México: Aguascalientes, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz.

Distribución en Morelos: norte y noroeste del estado (Fig. 5).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, Parque Morelos, XII.1942, *J. R. Bruff 1139* (MEXU); Sierra Morelos, *G. B. Hinton 14470* (ENCB, MEXU). Municipio Tepoztlán, Coajomulco, 62 km autopista México - Cuernavaca, 2200 m, 22.XI.1989, *M. L. Espín 664* (MEXU); a pie de la montaña Tepoztlán, 2350 m, 10.XI.1999, *T. Yahara 2029* (MEXU).

17. *Stevia salicifolia* Cav., Icon. 4: 32. 1797. TIPO: cultivado en Madrid a partir de semillas provenientes de México, s.f., *anónimo s.n.* (probable holotipo: MA476383!).

Arbustos, 0.3-2 m de alto; tallo erecto, puberulento a glabrescente, ramas superiores ascendentes, opuestas o subopuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, sésiles a subsésiles, lámina linear-lanceolada a oblonga o estrechamente elíptica, 1.7-10 cm de largo, 0.2-1(-1.5) cm de ancho, margen entero a ligeramente serrado, ápice agudo a obtuso, base cuneada, superficie adaxial esparcidamente pilosa en las venas y el margen, superficie abaxial glabra o esparcidamente pilosa en las venas y el margen, indumento color blanquecino, glutinosa, punteada con glándulas resinosas, subsésiles, en ambas superficies, pinnado-nervada a triplinervada; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos puberulentos, 1-5 mm de largo; involucro 4-8

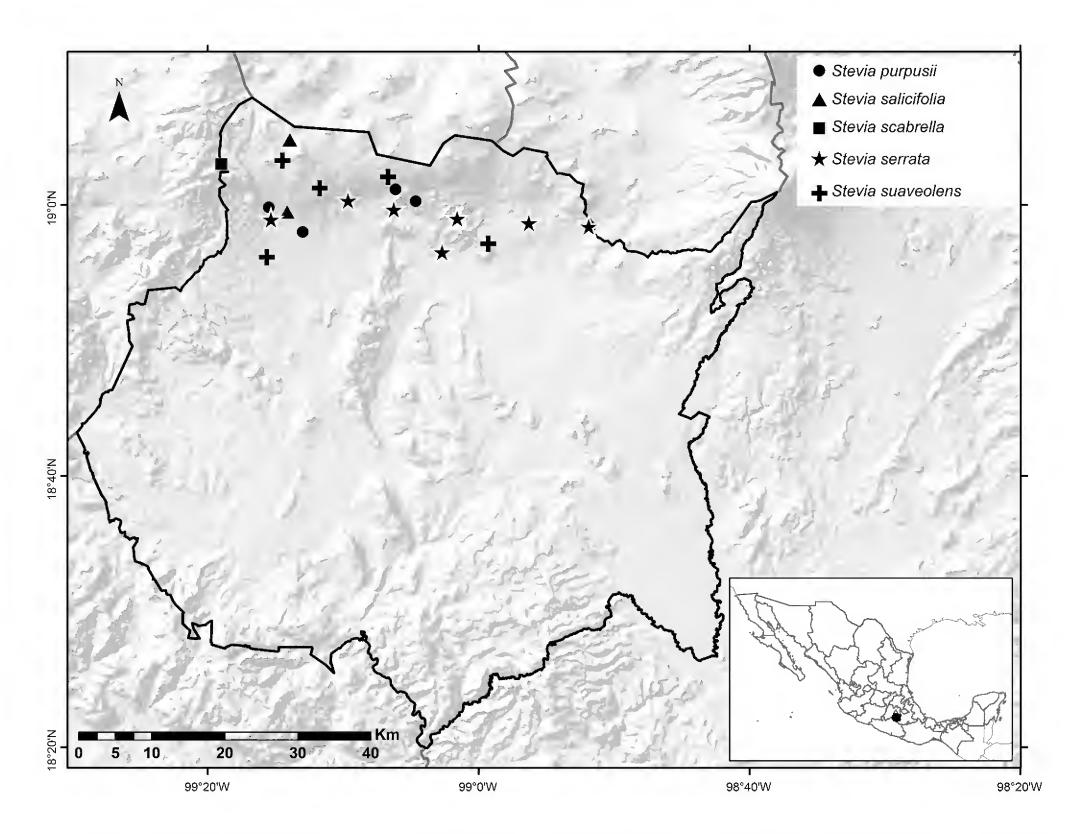


Figura 5: Distribución de *Stevia purpusii* B.L. Rob., *S. salicifolia* Cav., *S. scabrella* Benth., S. *serrata* Cav. y *S. suaveolens* Lag. en el estado de Morelos.

mm de largo, glabro a puberulento, a menudo glutinoso; corolas 4.5-7 mm de largo, color blanco a rosado pálidas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, glabros en superficie abaxial; aquenios 4-6 mm de largo, hispidulosos, al menos en el ápice, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 1-3 aristas, 3-5 mm de largo, escamas, 0.2-0.8 mm de largo, el de los idiocarpos coroniforme, raras veces las escamas libres, 0.2-0.5 mm de largo, erosas o bien isomorfos, vilano coroniforme, 0.3-0.5 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*, matorral xerófilo, arvense, ruderal.

Intervalo altitudinal: 1500-2700 m.

Floración: junio a noviembre.

Distribución en México: Aguascalientes, Chihuahua, Ciudad de México, Coahuila, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas.

Distribución en Morelos: norte y noroeste del estado (Fig. 5).



Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, Chamilpa, terreno de la Unidad Biomédica UAEM, 1870 m, 11.XI.1989, *J. R. Bonilla 5* (HUMO); N de la UAEM, 6.VI.1977, *M. Taboada 72* (MEXU). Municipio Huitzilac, 29 km al S de la Ciudad de México, a lo largo de la carretera federal a Cuernavaca, 2640 m, 12.X.1965, *A. J. Cronquist 10322* (MEXU, TEX).

Se reconocen tres variedades en esta especie; solamente la variedad típica (*Stevia salicifolia* Cav. var. *salicifolia*) se encuentra en Morelos.

18. *Stevia scabrella* Benth., Pl. Hartw. 19. 1839. TIPO: MÉXICO. Jalisco, Bolaños, s.f., *K. T. Hartweg 141* (holotipo: K000488705!, isotipos: E00385878!, GH00012773!, LD1225573!, NY002601331!, P00704441!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, o sufrútices, 0.3-1.5 m de alto; tallo erecto, glabro a puberulento, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, pecíolo corto, la base de la hoja decurrente sobre él, lámina ovada a ovado elíptica, 6.5-10 cm de largo, 2.5-5 cm de ancho, margen serrado a subentero, ápice agudo a obtuso, base atenuada a obtusa, glabras, aunque punteadas con glándulas resinosas en ambas superficies, triplinervada, venas formando una retícula notablemente resaltada; cabezuelas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos puberulentos, 5-12 mm de largo; involucro ca. 6.5 mm de largo, glabro a puberulento o ligeramente estrigoso; corolas 5-6.5 mm de largo, color blanco a rosado pálidas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios ca. 4.5 mm de largo, glabros, isomorfos; vilano coroniforme, 0.1-0.3 mm alto.

Hábitat: bosque de Pinus-Quercus.

Intervalo altitudinal: 2800 m.

Floración: agosto a diciembre.

Distribución en México: Chihuahua, Durango, Jalisco, Morelos, Sinaloa y Zacatecas.

Distribución en Morelos: sólo conocida por una recolecta al noroeste del estado (Fig. 5).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Huitzilac, Zempoala, X.1932, *E. Lyonnet 801* (LL, MEXU).

Se reconocen dos variedades en esta especie, de las cuales sólo la variedad típica (*Stevia scabrella* Benth. var. *scabrella*) se encuentra en Morelos.

19. *Stevia serrata* Cav., Icon. 4: 33. 1797. TIPO: cultivado en Madrid a partir de semillas provenientes de México, 1796, *anónimo s.n.* (holotipo: MA476386!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.3-1 m de alto; tallo erecto, puberulento a densamente piloso, ramas superiores ascendentes, alternas; hojas alternas o en fascículos alternos dispuestos a lo largo del tallo, sésiles o subsésiles, lámina linear-espatulada, espatulada u oblanceolada, a veces lanceolada o elíptica, a menudo conduplicada, 0.8-6.5 cm de largo, 0.2-2 cm de ancho, margen entero a serrado, ápice agudo a redondeado, base cuneada, superficie adaxial glabra a pilosa, glabrescente a pilosa en la superficie abaxial, punteada con glándulas resinosas, subsésiles, en ambas superficies, triplinervada, las venas de la superficie abaxial sin formar una retícula resaltada; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos puberulentos a pilosos, 2-15 mm de largo; involucro 3.5-6 mm de largo, puberulento a piloso; corolas 3-5 mm de largo, color blanco, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 2.5-4.5 mm de largo, hispidulosos, al menos en el ápice, por lo general heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 2-5 aristas, 3-5 mm de largo, escamas 0.2-0.5 mm de largo, el de los

idiocarpos coroniforme, 0.2-0.6 mm de largo, o bien, isomorfos, vilano de aristas y escamas.

Hábitat: bosque de *Abies*, *Pinus* y *Pinus-Quercus*, ruderal.

Intervalo altitudinal: 1200-2300 m.

Floración: julio a enero.

Distribución en México: Aguascalientes, Chiapas, Chihuahua, Ciudad de México, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas.

Distribución en Morelos: noroeste al noreste del estado (Fig. 5).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuautla, 20 km al NO de Cuautla, 1950 m, 27.VII.1950, *C. E. Boyd 9* (MEXU); 20 km al NO de Cuautla, 2250 m, 28.VII.1950, *C. Humphreys 34* (MEXU). Municipio Cuernavaca, campo turista km 60 carretera México - Cuernavaca, 7.IX.1952, *F. Gallegos 454* (MEXU). Municipio Huitzilac, Tres Marías, 1934, *G. Gándara 5* (MEXU). Municipio Tepoztlán, autopista México - Tepoztlán, 1860 m, 5.IX.1987, *M. L. Espín 170* (MEXU). Municipio Tetela del Volcán, zona S de Tetela del Volcán, *E. Estrada 690* (MEXU). Municipio Totolapan, Nepopualco, 16.IX.1977, *J. Calderón M-13* (MEXU).

Especie con dos variedades; solamente la variedad típica (*Stevia serrata* Cav. var. *serrata*) presente en Morelos.

20. *Stevia suaveolens* Lag., Gen. Sp. Pl. 27. 1816. TIPO: MÉXICO. Guanajuato, circa Guanajuato, s.f., *D. L. Neé s.n.* (holotipo: MA, no visto).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-1 m de alto; tallo erecto, densamente puberulento, aracnoideo o tomentuloso, ramas superiores ascendentes, opuestas o alternas; hojas opuestas, a veces las superiores alternas, distribuidas a lo largo del tallo, pecioladas, lámina romboidea a ovado-lanceolada, 2.5-6 cm de largo, 1.3-3.5 cm de ancho, margen serrado o crenado, ápice agudo, base cuneada a obtusa, superficie adaxial adpreso-puberulenta, superficie abaxial tomentulosa a pilósula, color blanquecino o grisácea, ambas superficies punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, pecíolo alado, 0.5-2 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos tomentulosos, 3-8 mm de largo; involucro 5-7.5 mm de largo, tomentuloso; corolas 4-5 mm de largo, color blanco a pálido-rosadas, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en la superficie abaxial; aquenios 3-4 mm de largo, hispidulosos, heteromorfos; vilano de los adelfocarpos, 1-3 aristas, 4-5 mm de largo, escamas 3-5 mm de largo, el de los idiocarpos de escamas libres a coroniforme, 0.3-0.7 mm de largo, o bien isomorfos, vilano de escamas libres, erosas, 0.2-0.5 mm.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus* y *Quercus*, arvense.

Intervalo altitudinal: 1380-2900 m.

Floración: octubre a noviembre.

Distribución en México: Chiapas, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz.

Distribución en Morelos: noroeste al noreste del estado (Fig. 5).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, colonia Lomas Atzingo, 1480 m, 18.X.1988, *M. Quezada 2002* (HUMO, IEB, MEXU,



XAL). Municipio Huitzilac, camino de Tres Marías a Zempoala, 2800 m, 8.XI.1995, *T. Yahara 209* (MEXU), 211 (MEXU), 213 (MEXU); 7 km al S de Tres Marías autopista 95 Cuernavaca - Tres Marías, 2620 m, 14.XI.1995, *T. Yahara 303* (MEXU). Municipio Tlayacapan, Tlayacapan, 1380 m, 20.X.2011, *A. Valiente 10* (MEXU). Municipio Tepoztlán, 2.85 km al S de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 2800 m, 9.XI.2011, *S. Block 1212* (MEXU).

21. *Stevia subpubescens* Lag., Gen. Sp. Pl. 28. 1816. TIPO: MÉXICO. s.f., *anónimo s.n.* (holotipo: probablemente MA, no visto).

Arbustos, 1-2.5 m de alto; tallo erecto, glabro a puberulento, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, cortamente pecioladas, lámina lanceolada a elíptica u oblonga, rara vez ovada, 3.5-11 cm de largo, 1.5-4 cm de ancho, margen crenado a entero, ápice agudo a obtuso, base cuneada a decurrente, superficie adaxial glabra o con las venas puberulentas, superficie abaxial esparcidamente puberulenta a tomentulosa a lo largo de las venas, el indumento color blanquecino a grisáceo, ambas superficies punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, triplinervada, venas de las hojas sin formar una retícula resaltada, pecíolo 0.5-2 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 10-15 mm de largo, puberulentos; involucro 6 mm de largo, glabro a pilósulo; corolas 4.5 mm de largo, color blanco, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios 4-4.5 mm de largo, hispidulosos, isomorfos; vilano coroniforme, 0.3-1 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*, *Quercus* y tropical caducifolio, ruderal.

Intervalo altitudinal: 1960-2900 m.

Floración: octubre a marzo.

Distribución en México: Chiapas, Estado de México, Guerrero, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz.

Distribución en Morelos: noroeste al noreste del estado (Fig. 6).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuautla, along hwy 115D autopista between Cuautla and Cuernavaca, NW of Cuautla, 3.9 mi SE of jct with hwy 95D between Cuernavaca and Mexico City, T. Croat 65745 (MEXU, MO); Tepetixtla, km 74 carretera México - Cuautla, I. Sánchez 2145 (MEXU). Municipio Cuernavaca, inmediaciones de la Unidad Biomédica, parte E de la UAEM, 2840 m, 18.VI.1989, N. Avonce s.n. (HUMO, MEXU); old hwy 95, km 68, 2 mi N of Cuernavaca City limits, 27.I.1971, J. Freeland 76 (MEXU); Colonia Chamilpa, al N de la UAEM, 1800 m, 8.II.1988, C. Garduño 41 (HUMO); 7 km de Cuernavaca por la carretera Cuernavaca - Toluca, 2300 m, 9.XI.1995, *M. Harker 537* (MEXU); Valle de Tepeite, *E*. Lyonnet 1855 (MEXU); Sierra de Ocuilan, 16.XII.1938, E. Lyonnet 2912 (MEXU); Cuernavaca, 5.III.1940, F. Miranda 222 (MEXU). Municipio Huitzilac, La Pera, Coajomulco, 2230 m, 31.I.1987, M. L. Espín 1 (MEXU); Tres Marías, I.1941, E. Lyonnet 3153 (MEXU); km 56-57 de la carretera México - Cuernavaca, H. Moore 122 (MEXU); near km 59 on toll road between Mexico City and Cuernavaca, D. Porter 1313 (MEXU); 4 km al oriente de Tres Marías, 12.XI.1979, L. Quijano 32 (MEXU); 2 km al O de Huitzilac, rumbo a las lagunas de Zempoala, 18.XI.1981, J. L. Villaseñor 146 (MEXU). Municipio Tetela del Volcán, brecha Tetela del Volcán a Tlalmimilulpan, 2100 m, 28.V.1986, J. De la Cruz 1014 (MEXU). Municipio Tepoztlán, 2.97 km al SE de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 2755 m, 22.X.2011, S. Block 1018 (MEXU); 6.43 km al SE de la iglesia de San Juan Tlacotenco, 2560 m, 23.X.2011, S. Block 1037 (MEXU); Santo Domingo Ocotitlán, en el cerro, lado N de la población, 2200 m, 26.IV.1984, M. Gutiérrez 232 (MEXU); Tlacotenco, 2225 m, 2.XII.2003, T.

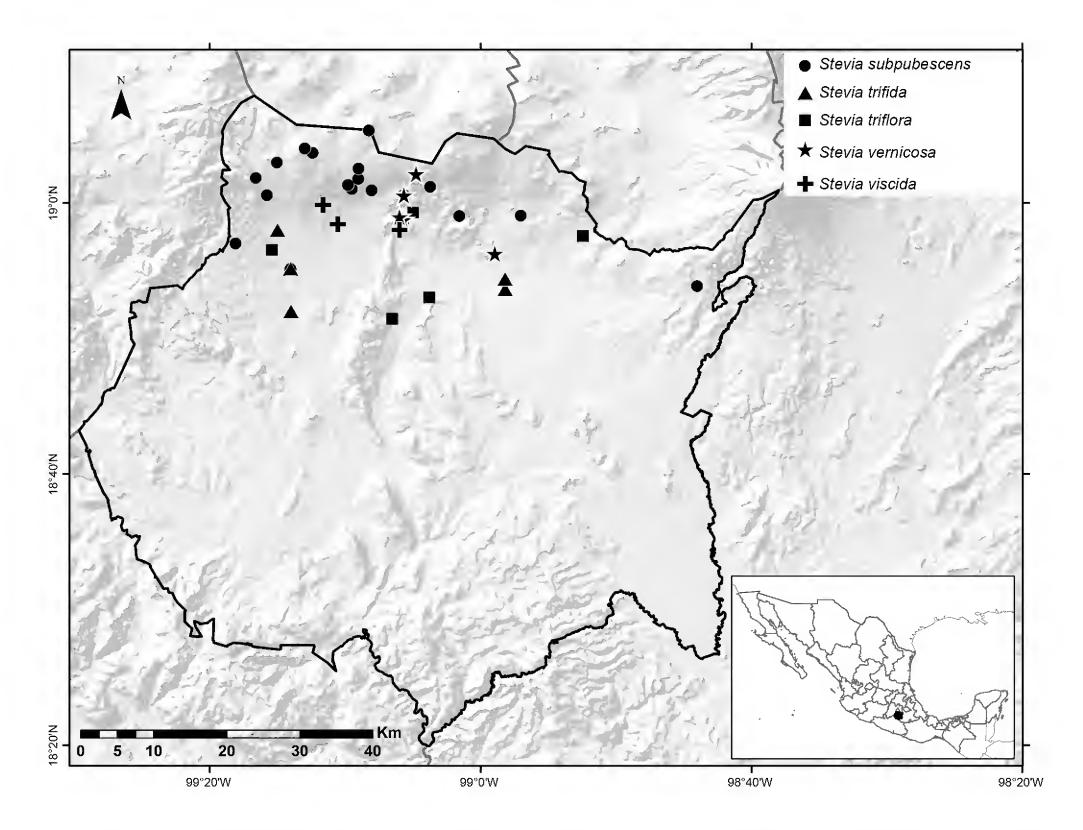


Figura 6: Distribución de *Stevia subpubescens* Lag., *S. trifida* Lag., *S. triflora* DC., *S. vernicosa* Greenm. y *S. viscida* Kunth en el estado de Morelos.

Yahara 2900 (MEXU). Municipio Tlayacapan, barranca Tepecapa, 1922 m, 20.XII.2010, *R. Hernández 620* (HUMO). Municipio Totolapan, 2 km al S de Nepopualco, 24.III.1977, *J. Calderón 7* (MEXU).

Se reconocen tres variedades en esta especie; solamente la variedad típica (*Stevia subpubescens* Lag. var. *subpubescens*) se encuentra en Morelos.

22. *Stevia trifida* Lag., Gen. Sp. Pl. 27. 1816. TIPO: MÉXICO. s.f., *anónimo s.n.* (holotipo: probablemente MA, no visto).

Hierbas anuales con raíces primarias, 0.2-0.8 m de alto; tallo erecto, piloso a puberulento, con glándulas estipitadas, ramas superiores ascendentes, opuestas; hojas opuestas, distribuidas a lo largo del tallo, pecioladas, lámina por lo general 3-lobulada, 2-5 cm de largo, 1.5-4.5 cm de ancho, lóbulos lineares a oblongos, 0.2-2.1 mm de largo, 0.1-0.3 mm ancho, margen de los lóbulos entero a dentado o lobulado, ápice agudo a obtuso, base acuminada, ambas superficies glabras a pilosas, el indumento color blanquecino, punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, y a menudo con glándulas estipitadas, venación pinnada, pecíolo estrechamente alado, 1-3 cm de largo;



cabezuelas dispuestas en grupos paniculiformes, amplios y laxos, pedúnculos con glándulas estipitadas, 5-12 mm de largo; involucro 4.5-6 mm de largo, a menudo piloso y con glándulas estipitadas; corolas 3.5-6 mm de largo, garganta y tubo color violáceo-rojizos a morados, lóbulos desiguales en forma y tamaño, color blanco a rosados, pilosos en superficie abaxial; aquenios 2.5-3 mm de largo, hispidulosos, isomorfos; vilano 3(-5) aristas, 5 mm de largo, escamas libres o coroniforme, 0.1-0.2 mm de largo.

Hábitat: bosque de Quercus y tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 1000-2000 m.

Floración: diciembre a mayo.

Distribución en México: Colima, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Sinaloa y Sonora.

Distribución en Morelos: noroeste al noreste del estado (Fig. 6).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Amacuzac, 1.62 km al SE del puente de la presa Rancho Nuevo, cañada al O del camino a El Zoquital, 963 m, 14.II.2014, R. Ramirez 4541 (HUMO, MEXU). Municipio Cuernavaca, Tetela del Monte, barrancas, IV. 1955, E. Lyonnet 550400012 (MEXU); Cuernavaca - Arroyo Seco, E. Lyonnet 541200052 (MEXU); Cuernavaca, 5.III.1940, F. Miranda 230 (MEXU); Cuernavaca, 16.III.1941, F. Miranda 1168 (MEXU); barranca Zampantla, J. Vázquez 752 (MEXU). Municipio Puente de Ixtla, El Zapote, 1310 m, 8.II.2004, C. Martínez s.n. (HUMO); Tilzapotla, 2.5 km al SO, A. Bonfil 447 (MEXU). Municipio Tlaquiltenango, 3.5 km al SE de Ajuchitlán, 1078 m, 9.XII.1994, R. Cerros 688 (HUMO). Municipio Yautepec, Oaxtepec, ribera del Río Yautepec, 2.V.1952, F. Harking 9 (MEXU); Oaxtepec, 13.III.1952, F. Harking 13 (MEXU); Oaxtepec, 7.XII.1952, F. Harking 599 (MEXU); orilla del Río Oaxtepec, 1600 m, 16.III.1952, F. Matuda 26009 (MEXU).

23. *Stevia triflora* DC., Prodr. 5: 115. 1836. TIPO: MÉ-XICO. Oaxaca, San Felipe, s.f., *W. F. von Karwinski s.n.* (holotipo: G-DC00465224!, isotipos: M0029533!, P00704419!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.4-1.5 m de alto; tallo erecto, densamente tomentuloso, pubescente superiores a ramas ascendentes, opuestas; hojas opuestas, a veces alternas sólo cerca de la inflorescencia, distribuidas a lo largo del tallo, cortamente pecioladas, lámina ovada, rara vez lanceolado-elíptica, 4-8 cm de largo, 2-5 cm de ancho, margen crenado-serrado, ápice agudo, base atenuada a decurrente, superficie adaxial puberulenta, punteada con glándulas resinosas, superficie abaxial pilosa a tomentosa, el indumento color amarillento, triplinervada, pecíolo alado, 0.4-2 cm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos 2-10 mm de largo, piloso, color amarillento; involucro 4.5-5 mm de largo, puberulento; corolas ca. 3 mm de largo, color blanco, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, pilosos en superficie abaxial; aquenios ca. 2.5 mm de largo, esparcidamente hispidulosos, isomorfos; vilano coroniforme, 0.2-0.3 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*, ruderal.

Intervalo altitudinal: 1420-2000 m.

Floración: octubre a diciembre.

Distribución en México: Chiapas, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos y Oaxaca.

Distribución en Morelos: noroeste al noreste del estado (Fig. 6).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Atlatlahucan, 14.48 km al NO de Cuautla, 1620 m, 14.X.1965, *A. J. Cronquist 10335* (ENCB, MEXU).

Municipio Cuernavaca, Colonia rancho Tetela junto a la barranca El Tecolote, 1420 m, 18.X.1988, *M. Quezada 2000* (HUMO, MEXU). Municipio Tepoztlán, Cuitzitlán, cerca de Tepoztlán, 1670 m, 18.X.1987, *M. L. Espín 286* (MEXU, TEX); Tepoztlán, X.1945, *F. Miranda 3785* (MEXU). Municipio Yautepec, Cañón de Lobos, 26.X.1941, *F. Miranda 1612* (MEXU); limestone hills near Yautepec, 1260 m, 29.X.1902, *C. G. Pringle 11297* (MEXU).

24. *Stevia vernicosa* Greenm., Proc. Amer. Acad. Arts 40: 33. 1904. TIPO: MÉXICO. Morelos, on dry ledges, Sierra de Tepoztlán, 2310 m, 15.III.1899, *C. G. Pringle 7698* (holotipo: GH00012790!, isotipos: F0051536F!, GOET002087!).

Arbustos, 0.3-0.6 m de alto; tallo erecto, glabro, verrucoso, vernicoso, ramas superiores ascendentes, alternas; hojas opuestas, caducas, salvo las más superiores, pecioladas, lámina lanceolada, elíptica u oblanceolada, 1.5-4 cm de largo 0.3-1.2 cm de ancho, margen aserrado, ápice generalmente obtuso, base atenuada, ambas superficies glabras, punteadas con glándulas resinosas, subsésiles, vernicosas, triplinervada, pecíolo alado, 5-10 mm de largo; cabezuelas dispuestas en grupos corimbiformes, compactos y densos, pedúnculos glabros, verrucosos y vernicosos, 7-35 mm de largo; involucro 6-7 mm de largo, glabro, vernicoso; corolas ca. 8 mm de largo, color blanco, lóbulos iguales o casi iguales en tamaño o forma, glabros en superficie abaxial; aquenios 4-5 mm de largo, isomorfos; vilano 4-5 aristas, ca. 8 mm de largo, escamas, 0.2-0.3 mm de largo.

Hábitat: bosque de Pinus-Quercus.

Intervalo altitudinal: 2200-2340 m.

Floración: febrero a marzo.

Distribución en México: endémica del estado de Morelos.

Distribución en Morelos: principalmente al norte del estado (Fig. 6).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Tepoztlán, Tepozteco, cerca de la pirámide, 2200 m, 21.III.1987, *M. L. Espín 62* (ENCB, MEXU); Tepoztlán, 1700 m, 8.VI.1952, *E. Matuda 26347* (MEXU); Tepoztlán, 24.III.1940, *F. Miranda 136* (MEXU); Sierra Tepoztlán, 2250 m, 13.II.1907, *C. G. Pringle 10349* (ENCB, MEXU); San Juan Tlacontenco, 2320 m, 15.III.1998, *T. Yahara 1308* (MEXU).

25. *Stevia viscida* Kunth, Nov. Gen. Sp. 4: 110. 1820. TIPO: MÉXICO. Michoacán, Morelia, 1800 m, septiembre (sin año), *A. J. A. Bonpland y F. W. H. A. von Humboldt s.n. 4355* (holotipo: P00320126!).

Hierbas perennes, rizomatosas, con raíces fasciculadas, 0.5-1.5 m de alto; tallo erecto, puberulento a piloso y con glándulas estipitadas, ramas superiores ascendentes, alternas; hojas alternas, formando fascículos distribuidos a lo largo del tallo, sésiles, lámina linear a oblanceolada, conduplicada, 2-8 cm de largo, 0.3-1(-1.5) cm ancho, margen entero a serrado, ápice obtuso a redondeado, base atenuada, superficie adaxial glabra, punteada con glándulas resinosas, superficie abaxial glabra a pilosa, a menudo pubescente a lo largo de las venas, el indumento color blanquecino, triplinervada; cabezuelas dispuestas en grupos paniculiformes a corimbiformes, amplios y laxos, pedúnculos con glándulas estipitadas, 3-15 mm de largo; involucro 7-10 mm de largo, con abundantes glándulas estipitadas; corolas 6-9 mm de largo, tubo y garganta color violáceo a violáceo-rojizas o moradas, lóbulos desiguales en forma y tamaño, color violáceos pálidos a blancos, pilosos en superficie abaxial; aquenios 5-6 mm de largo, hispidulosos, isomorfos; vilano 3-6 aristas, 6-9 mm de largo, escamas, 0.2-0.5 mm de largo.

Hábitat: bosque de *Pinus-Quercus*, arvense.

Intervalo altitudinal: 1000-2500 m.



Floración: septiembre a noviembre.

Distribución en México: Aguascalientes, Chihuahua, Ciudad de México, Coahuila, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tlaxcala y Zacatecas.

Distribución en Morelos: norte del estado (Fig. 6).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Morelos, municipio Cuernavaca, barranca Cilapeña, *J. Vázquez 2705* (MEXU). Municipio Tepoztlán, 4 km al NO de Santa Carina Tlamantlí, 1780 m, 5.IX.1987, *M. L. Espín 174* (MEXU); Sierra Chalchi, al S de Tepoztlán, 20.X.1946, *F. Miranda 3373* (MEXU).

Discusión

Bonilla-Barbosa y Villaseñor (2003) reportaron la presencia de 31 especies de *Stevia* en Morelos. Después de la revisión de ejemplares de herbario recolectados en el estado, se confirma la existencia de solamente 25; la diferencia en el número de taxa radica en la mención por estos autores de nombres que han sido excluidos, al considerarlos malas identificaciones, así como otras especies para las que no se pudo verificar su existencia por no encontrar material de respaldo.

Aunque la superficie del estado de Morelos no es muy extensa (4893 km², 0.25% del territorio total de México), se pudiera pensar que en su territorio se ha llevado a cabo un adecuado esfuerzo de recolecta; sin embargo, este no es el caso. La especie que cuenta con el mayor número de recolectas es *Stevia subpubescens* (22), seguida de *S. aschenborniana* (17), *S. origanoides* (16), *S. monardifolia* (14) y *S. trifida* (13). Las demás especies contienen menos de 10 registros, cinco de ellas conocidas en el estado solamente por una o dos colectas. Esto puede deberse a que en general los taxa más recolectados se ven favorecidos por el disturbio, por lo que son comunes a las orillas de carreteras, caminos o brechas, lo que facilita su detección y recolección. Además, es necesario un

mayor esfuerzo en el inventario florístico, especialmente para complementar el conocimiento sobre la distribución geográfica de las especies a lo largo del estado. Excepto por su porción norte y noroeste, prácticamente el estado carece de registros, como se puede notar en los mapas de distribución (Figs. 2-6). Solamente futuro trabajo de campo permitirá saber si estas zonas realmente carecen de especies del género o han sido pobremente exploradas.

Resulta sorprendente que *S. vernicosa*, un arbusto pequeño con hojas glutinosas (confundido con *S. lucida* o *S. salicifolia*) restrinja su distribución a unas cuantas localidades del municipio de Tepoztlán, lo que la coloca hasta la fecha como una especie endémica del estado. Greenman (1905), en su protólogo citó como un sintipo los especímenes de *Purpus 185* (GH, RSA, UC) del Volcán Iztaccíhuatl (Estado de México); sin embargo, Grashoff (1972) lo identifica como *S. salicifolia* var. *salicifolia*. Aunque ambas especies tienen suficientes rasgos para considerarlas distintas, es necesario estudiar con más detalle los individuos para clarificar su correcta determinación, lo cual no puede llevarse a cabo eficientemente observando fotografías.

FINANCIAMIENTO

Parte de este proyecto se realizó con apoyo económico de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), durante la conformación de una base de datos para la familia Asteraceae en México. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) apoyó con una beca a EVF como Ayudante de Investigador Nacional.

Contribución de autores

JLV concibió y diseñó el estudio. EVF y OHE revisaron los ejemplares de herbario y realizaron el escrito con la ayuda de JLV. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

AGRADECIMIENTOS

La asistencia técnica de Enrique Ortiz fue fundamental para la culminación de este trabajo, especialmente en la elaboración de las figuras y en el manejo de la información en bases de datos. Se agradece a los curadores de los herbarios citados en la sección de Materiales y Métodos, las facilidades para la consulta de los ejemplares. Guadalupe Segura revisó una versión preliminar del manuscrito y Susana Guzmán-Gómez, encargada del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), ayudó con su experiencia técnica en la elaboración de las imágenes de los aquenios.

LITERATURA CITADA

- Bonilla-Barbosa, J. R. y J. L. Villaseñor. 2003. Catálogo de la Flora del Estado de Morelos. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, México. 129 pp.
- Bremer, K., A. A. Anderberg, P. O. Karis y J. Lundberg. 1994. Eupatorieae. In: Bremer, K. (ed.). Asteraceae: Cladistics & Classification. Timber Press. Portland, USA. Pp. 625-680.
- ESRI. 2010. ArcGIS Desktop 10. Environmental Systems Research Institute. Redlands, USA.
- Grashoff, J. L. 1972. A systematic study of the North and Central American species of *Stevia*. Ph. D. Dissertation. University of Texas. Austin, USA. 609 pp.
- Greenman, J. M. 1905. Diagnoses and synonymy of Mexican and Central American spermatophytes. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 40(1): 28-52. DOI: https://doi.org/10.2307/20021952
- Hind, D. J. N. y H. Robinson. 2007. XXX. Tribe Eupatorieae. In: Kubitzki, K., J. W. Kadereit y C. Jeffrey (eds.). The families and genera of vascular plants vol. 8. Springer. Berlin, Germany. Pp. 510-574.
- King, R. M. y H. Robinson. 1987. *Stevia*. In: The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). Monographs in Systematic Botany. Missouri Botanical Garden. Washington, DC., USA. Pp. 170-175.
- Oviedo-Pereira, D., S. Alvarenga V., S. E. Lozano, G. Sepúlveda J. y M. Rodríguez M. 2015. Micropropagación de *Stevia rebaudiana* Bertoni, un cultivo promisorio para México. BioTecnología 19(2): 14-27.

- Robinson, H., E. Schilling y J. L. Panero. 2009. Eupatorieae. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, evolution and biogeography of Compositae. International Association of Plant Taxonomist. Vienna, Austria. Pp. 731-744.
- Turner, B. L. 1997. The comps of Mexico, A systematic account of the family Asteraceae, Vol. 1 Eupatorieae. Phytologia Memories 11: 1-272.
- Turner, B. L. 2015. Three new species of *Stevia* (Asteraceae: Eupatorieae) from Northern Mexico. Phytologia 97(1): 25-31.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 87(3): 559-902. DOI: https://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017



Apéndice 1: Sinonimia y especies excluidas.

Mustelia eupatoria Spreng. = Stevia eupatoria (Spreng.) Willd.

Stevia amabilis Lemmon ex A. Gray = Stevia viscida Kunth

Stevia angustifolia Kunth = Stevia salicifolia Cav. var. salicifolia

Stevia aschenborniana Sch. Bip. var. occidentalis Grashoff = Stevia aschenborniana Sch. Bip.

Stevia benthamiana Hieron. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia canescens Kunth = Stevia serrata Cav. var. serrata

Stevia clinopodia DC. = *Stevia jorullensis* Kunth

Stevia compacta Benth. = *Stevia triflora* DC.

Stevia conferta DC. = Stevia pilosa Lag.

Stevia conferta DC. var. pilosa (Lag.) DC. = Stevia pilosa Lag.

Stevia conferta DC. var. puberula DC. = Stevia pilosa Lag.

Stevia coronifera DC. = *Stevia jorullensis* Kunth

Stevia diffusa Greenm. = Stevia aschenborniana Sch. Bip.

Stevia ehrenbergiana Schltdl. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia elliptica Hook. & Arn. = Stevia caracasana DC.

Stevia elongata Kunth var. caracasana (DC.) B.L. Rob. = Stevia caracasana DC.

Stevia fascicularis Less. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia flourensioides S.F. Blake = Stevia salicifolia Cav. var. salicifolia

Stevia foliosa Small = Stevia salicifolia Cav. var. salicifolia

Stevia glandulifera Schltdl. = Stevia jorullensis Kunth

Stevia hirsuta DC. = Stevia deltoidea Greene

Stevia hirtiflora Sch. Bip. = Stevia caracasana DC.

Stevia hyssopifolia Cav. = Stevia eupatoria (Spreng.) Willd., no S. hyssopifolia Kunth

Stevia hyssopifolia Kunth = Stevia viscida Kunth, no S. hyssopifolia Cav.

Stevia integra S.F. Blake = Stevia salicifolia Cav. var. salicifolia

Stevia ivifolia Willd. = Stevia serrata Cav. var. serrata

Stevia jorullensis Kunth var. ehrenbergiana (Schltdl.) Sch. Bip. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia jorullensis Kunth var. humboldtiana Sch. Bip. = Stevia jorullensis Kunth

Stevia lanceolata Lag. = Stevia serrata Cav. var. serrata

Stevia latifolia Benth. Especie no conocida en el estado de Morelos. El único ejemplar revisado con este nombre corresponde a una mala identificación por *Stevia incognita* Grashoff.

Stevia laxa B.L. Rob. & Seaton = Stevia micradenia B.L. Rob

Stevia laxiflora DC. = *Stevia viscida* Kunth

Stevia leuconeura DC. = Stevia viscida Kunth

Stevia linoides Sch. Bip. = Stevia serrata Cav. var. serrata

Stevia lozanoi B.L. Rob. = Stevia viscida Kunth

Stevia lucida Lag. var. lucida. Especie no conocida en el estado de Morelos. El único ejemplar revisado con este nombre corresponde a una mala identificación por Stevia vernicosa Greenm.

Stevia microphylla Kunth = Stevia trifida Lag.

Stevia monardifolia Kunth var. *macrophylla* B.L. Rob. = *Stevia monardifolia* Kunth

Stevia monardifolia Kunth var. *repens* B.L. Rob. = *Stevia monardifolia* Kunth

Stevia multifida DC. = Stevia trifida Lag.

Stevia nepetifolia Kunth = Stevia suaveolens Lag.

Stevia nepetifolia Kunth var. leucantha Sch. Bip. = Stevia suaveolens Lag.

Stevia nervosa DC. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia origanifolia Walp. = Stevia jorullensis Kunth

Stevia pallida Hieron. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia paniculata Lag. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia pubescens Lag. = Stevia eupatoria (Spreng.) Willd., no S. pubescens Kunth

Stevia pubescens Kunth = Stevia serrata Cav. var. serrata, no S. pubescens Lag.

Stevia punctata (Jacq.) Sch. Bip. = Stevia serrata Cav. var. serrata, no S. punctata (Ortega) Pers.

Stevia purpurea Lag. = Stevia viscida Kunth, no S. purpurea Pers.

Stevia purpurea Pers. = Stevia eupatoria (Spreng.) Willd., no S. purpurea Lag.

Stevia purpurea Pers. var. dianthoides Sch. Bip. = Stevia pilosa Lag.

Stevia rhombifolia Kunth = *Stevia ovata* Willd. var. *ovata*

Stevia rhombifolia Kunth var. *stephanocoma* Sch. Bip. = *Stevia triflora* DC.

Stevia rhombifolia Kunth var. uniaristata (DC.) Sch. Bip. = Stevia ovata Willd. var. ovata

Stevia salicifolia Cav. var. anathera B.L. Rob. = Stevia salicifolia Cav. var. salicifolia

Stevia salicifolia Cav. var. integra (S.F. Blake) B.L. Rob. = Stevia salicifolia Cav. var. salicifolia

Stevia scabridula B.L. Rob. = *Stevia origanoides* Kunth

Stevia seleriana B.L. Rob. Especie sólo conocida del estado de Oaxaca. Citada erróneamente para Morelos por Bonilla y Villaseñor (2003).

Stevia serrata Cav. var. ivifolia (Willd.) B.L. Rob. = Stevia serrata Cav. var. serrata

Stevia stenophylla A. Gray = Stevia salicifolia Cav. var. salicifolia

Stevia ternifolia Kunth = *Stevia ovata* Willd. var. *ovata*

Stevia trachelioides DC. = *Stevia monardifolia* Kunth

Stevia uniaristata DC. = *Stevia ovata* Willd. var. *ovata*

Stevia villosa Moc. ex DC. = Stevia viscida Kunth

Stevia viminea Schrad. ex DC. = Stevia connata Lag.

Stevia virgata Kunth = Stevia serrata Cav. var. serrata

Apéndice 2: Especies que probablemente se encuentran en el estado de Morelos, pero que no se ha verificado su presencia.

Stevia elatior Kunth. Se ha documentado en las delegaciones Tlalpan y
 Xochimilco de la Ciudad de México, cerca de los límites de Morelos.
 También hay registros del municipio de Ocuilan, en el estado de México, cerca de sus límites con Morelos.

Stevia micrantha Lag. Se ha documentado en estados vecinos como Ciudad de México, Estado de México y Puebla.

Stevia porphyrea McVaugh. Se ha documentado en el volcán Ajusco, muy cerca de sus límites con Morelos.

Stevia subpubecens Lag. var. intermedia Grashoff. Turner (1997) reporta su presencia en Morelos con base en un ejemplar depositado en MO (*Pimentel 2*); sin embargo, no fue posible validar su determinación para confirmar la existencia de esta variedad en el estado.

Steva tephra B.L. Rob. Especie frecuente en bosque de *Pinus* y en vegetación secundaria (1300-2300 m) de amplia distribución en México. Sin embargo, no se ha observado un ejemplar que respalde su presencia en el estado.

Stevia tomentosa Kunth. Especie de amplia distribución en México. Morfológicamente tiene gran parecido con *S. suaveolens*, pero el envés de sus hojas es conspicuamente tomentoso. Un ejemplar citado por Grashoff (1972) para Morelos de esta especie (*Paray 2535*, ENCB) en realidad corresponde a material del estado de México (municipio de Ocuilan).



Ascomicetos hipogeos de la región occidental del Sistema Volcánico Transversal, México

Hypogeous Ascomycetes of the western portion of the Transversal Volcanic System, Mexico

Víctor Manuel Gómez-Reyes^{1,4}, Gerardo Vázquez-Marrufo², Alba María Ortega Gómez¹, Gonzalo Guevara Guerrero³

1 Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, Herbario EBUM, Edificio R planta baja, Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Mújica s/n, 58030 Morelia, Michoacán, México.

- 2 Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología, Posta Veterinaria km 9.5 carretera Morelia-Zinapécuaro, 58893 Morelia, Michoacán, México.
- 3 Instituto Tecnológico de Cd. Victoria, Av. Portes Gil 1301 Pte., 87010 Cd. Victoria, Tamaulipas, México.
- 4 Autor para la correspondencia: vmgomez@umich.mx

Recibido: 8 de diciembre de 2017. Revisado: 24 de enero de 2018. Aceptado: 6 de marzo de 2018. Primero en línea: 6 de agosto de 2018. Publicado: 3 de octubre de 2018.

Citar como:

Gómez-Reyes, V. M., G. Vázquez-Marrufo, A. M. Ortega Gómez y G. Guevara Guerrero. 2018. Ascomicetos hipogeos de la región occidental del Sistema Volcánico Transversal, México. Acta Botanica Mexicana 125: 37-48. DOI: 10.21829/abm125.2018.1327

DOI:

10.21829/abm125.2018.1327

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: En México se han reportado 42 especies de ascomicetos con hábito hipogeo; son pocas considerando el conocimiento de otros grupos de hongos. El objetivo de este trabajo fue incrementar el conocimiento sobre la diversidad y distribución de especies de hongos hipogeos para México. Métodos: Se realizaron recolectas en diversos tipos de vegetación del Sistema Volcánico Transversal en la porción occidental perteneciente al estado de Michoacán. El material se fotografió y describió siguiendo los protocolos para el grupo.

Resultados clave: Se presentan la descripción y discusión de seis especies de ascomicetos con hábito hipogeo, *Elaphomyces appalachiensis*, *Genea mexicana*, *Genabea cerebriformis*, *Hydnobolites cerebriformis*, *Tuber pseudoseparans* y *T. tequilanum*.

Conclusiones: Los registros representan nuevas localidades para el país y primeras citas para la micobiota del estado de Michoacán. Se incrementa la distribución de *Elaphomyces appalachiensis*, *Genabea cerebriformis* e *Hydnobolites cerebriformis*, conocidos de los Estados Unidos de América y el Norte de México, hasta el Sistema Volcánico Transversal, mientras que *Genea mexicana*, *Tuber pseudoseparans* y *T. tequilanum* solo se conocen en este sistema montañoso.

Palabras clave: diversidad fúngica, Michoacán, micobiota, pseudotrufas, trufas.

ABSTRACT:

Background and Aims: In Mexico, 42 species of ascomycetes have been reported with hypogeous habit, which are few considering the knowledge of other groups of fungi. The purpose of this paper is to increase the knowledge about the diversion and distribution of hypogeous fungi species for Mexico.

Methods: Specimens were collected from different types of vegetation in the western portion of the transverse volcanic system, located in the state of Michoacán. The specimens collected were pictured and described following the protocols for the group.

Key results: We present the description and discussion of six species of ascomycetes with hypogeous habit, *Elaphomyces appalachiensis*, *Genea mexicana*, *Genabea cerebriformis*, *Hydnobolites cerebriformis*, *Tuber pseudoseparans* and *T. tequilanum*.

Conclusions: The records of these species represent new collection sites for Mexico and first records for the mycobiota of the state of Michoacán. It increases the distribution of *Elaphomyces appalachiensis*, *Genabea cerebriformis* and *Hydnobolites cerebriformis*, known from the United States of America and northern Mexico, to the Transversal Volcanic System, while *Genea mexicana*, *Tuber pseudoseparans* and *T. tequilanum* only are known in this mountainous system.

Key words: fungal diversity, Michoacán, mycobiota, pseudotruffles, truffles.

Introducción

En México el conocimiento sobre la diversidad y distribución de especies de hongos hipogeos aún es escaso; la mayoría de los registros pertenecen a Nuevo León y Tamaulipas, en el norte del país. El primer registro de un hongo con hábito hipogeo para México corresponde a *Melanogaster variegatus* (Vittad.) Tul. & C. Tul. var. *mexicanus* Farlow (Lumholtz, 1902), la cual posteriormente fue descrita como la nueva especie *Melanogaster umbrinigleba* Trappe & Guzmán (Trappe y Guzmán, 1971) y actualmente presenta una modificación por variante ortográfica a *Melanogaster umbriniglebus* de acuerdo con el Index Fungorum (2017).

Las especies de hongos hipogeos, también conocidas como trufas o pseudotrufas, se clasifican dentro de los Phyla Glomeromycota, Ascomycota y Basidiomycota, así como en taxa anteriormente asociados a Zygomycota, éste último actualmente subdividido (Hibbett et al., 2007). Con relación a las especies hipogeas de Ascomycota, en México, se han registrado representantes de los géneros Elaphomyces Nees, Carbomyces Gilkey, Delastria Tul. & C. Tul, Genea Vittad., Geopora Harkn., Gilkeya M.E. Sm., Trappe & Rizzo, Hydnobolites Tul. & C. Tul., Hydnotrya Berk. & Broome, Pachyphlodes Zobel (= Pachyphloeus), Mattirolomyces E. Fisch. y Tuber P. Micheli ex F.H. Wigg., en los cuales se incluyen 42 especies y dos variedades (Trappe y Guzmán, 1971; Trappe et al., 1979; Garza et al., 1985; Cázares et al., 1992; Smith et al., 2006; Trappe y Cázares, 2006; Guevara et al., 2008a; Healy et al., 2009; Kovács et al., 2011; Castellano et al., 2012; Gómez-Reyes et al., 2012; Guevara et al., 2012; Moreno et al., 2012; Guevara et al., 2013; Gómez-Reyes et al., 2017; Piña-Páez et al., 2017).

Estos hongos juegan un papel relevante en el equilibrio dinámico de los ecosistemas forestales, por dos razones principales:

1. Son parte de la dieta de un gran número de especies animales. Cuando las esporas están maduras, los cuerpos fructíferos emiten sustancias orgánicas volátiles (Splivallo et al., 2011), que son detectadas por ardillas, ratones, tlacuaches y venados,

- entre otros, que consumen los cuerpos fructíferos, dispersando las esporas a través de la defecación (Fogel y Trappe, 1978; Maser et al., 2008; Nuske et al., 2017).
- 2. La mayoría de las especies de hongos hipogeos forma micorrizas (Ouanphanivanh et al., 2008; Shefferson et al., 2008), asociaciones que se establecen entre el micelio del hongo y las raíces de un gran número de plantas gimnospermas y angiospermas, incluyendo orquídeas, en la que ambos organismos resultan beneficiados.

Para el estado de Michoacán, se tienen registradas 13 especies, de las cuales cinco son Ascomycota: Mattirolomyces spinosus (Harkn.) Kovács, Trappe & Alsheikh (Kovács et al., 2011), de la Sierra Madre del Sur, Elaphomyces aculeatus Vittad., E. maculatus Vittad., E. muricatus Fr. (Gómez-Reyes et al., 2012) y Delastria rosea Tul. & C. Tul. (Gómez-Reyes et al., 2017) para el Sistema Volcánico Transversal. Ocho corresponden a Basidiomycota, todas de esta misma región fisiográfica: Rhizopogon michoacanicus Trappe & Guzmán (Trappe y Guzmán, 1971), R. ochraceorubens A.H. Sm. y R. subcaerulescens A.H. Sm., (Hosford y Trappe, 1980), Hysterangium latisporum Castellano, Cázares & G. Guevara (Guevara et al., 2008b), Trappea darkeri (Zeller) Castellano (Gómez-Reyes et al., 2014), Stephanospora michoacanensis G. Guevara & Castellano (Guevara et al., 2015a), Aroramyces balanosporus G. Guevara & Castellano y A. herrerae G. Guevara, Gomez-Reyes & Castellano (Guevara et al., 2016).

El objetivo de esta contribución es ampliar el conocimiento de los hongos hipogeos del Sistema Volcánico Transversal del estado de Michoacán y del país.

Materiales y Métodos

El muestreo se realizó en seis localidades del Sistema Volcánico Transversal (Cuadro 1), en la porción que corresponde al estado de Michoacán. El material recolectado se estudió siguiendo las recomendaciones de Castellano et al. (1989) y Pegler et al. (1993). Los colores de los ejemplares en fresco se basaron en la carta de identificación



Cuadro 1: Localidades de las especies estudiadas, coordenadas geográficas y tipos de vegetación de acuerdo a Rzedowski (1978), en el estado de Michoacán, México.

Municipio	Localidad	Geolocalidad	Altitud (m)	Vegetación
Madero	El Llano de la Vaquita	19°14'41.46"N	1533	bosque de encino
		101°19'21.61"O		
Morelia	Puerto Madroño en el ejido de Atécuaro	19°32'01"N	2350	bosque de pino-encino, con elementos de bosque
		101°11'58"O		mesófilo de montaña
	Ichaqueo	19°34'14"N	2365	bosque de pino-encino, cañadas con bosque
		101°07'40.4"O		mesófilo de montaña
Quiroga	Pino del Rayo, Sanambo	19°38'30.32"N	2532	bosque de pino
		101°26'54.23"O		
Uruapan	Estación biológica "Vasco de Quiroga"	19°29'32.62"N	2025	bosque mesófilo de montaña
	(La Alberca, Toreo el Alto)	102°00'18.51"O		
	Parque Nacional Barranca del	19°25'32"N	2030	bosque de pino, bosque de pino-encino
	Cupatitzio	102°06'14"O		

de colores del Royal Botanic Garden Edinburgh (RBGE, 1969). Para examinar características microscópicas (ascas, ascosporas, trama himenial y peridio), se montaron preparaciones temporales de ejemplares deshidratados, realizando cortes a mano y se montaron en KOH al 5%, agua y Reactivo de Melzer. Se consideraron 30 medidas de las estructuras microscópicas (objetivo de 100×) con un microscopio (Motic BA300, Kowloon, Hong Kong) con cámara digital para microscopía (Moticam 2300, Kowloon, Hong Kong) y el software Motic Image Plus 2.0 (Motic, 2004). Se estimó el estadístico Q de acuerdo con Largent et al. (1984). Los ejemplares estudiados se depositaron en la Colección de macromicetos del Herbario EBUM de la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo con un duplicado en el Herbario José Castillo Tovar ITCV del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria.

RESULTADOS

Elaphomyces appalachiensis Linder, J. Elisha Mitchell Scient. Soc. 55: 133. 1939. Figs. 1A-C.

Ascoma 14 × 16 mm de diámetro, globoso a subgloboso, completamente cubierto por micelio color

morado (76) a violeta (77); peridio ± 1 mm de grosor, color azul verdoso (67), reacción positiva al KOH cambiando de color morado (76), violeta (77) a vináceo negruzco (38); gleba polvorienta color azul verdoso oscuro (74) a negruzco (38), con numerosas venas color blanco que se unen al peridio; olor y sabor no registrados; peridio tres capas; epicutis 190-250 µm de grosor, color morado (82) a violeta pálido (79), compuesto de hifas septadas, 3-6 µm de ancho, laxamente entremezcladas, pared delgada; mesocutis 250-350 µm de grosor compuesto de hifas septadas, hialinas, pared delgada, numerosas células globosas a isodiamétricas, 8-20 μm, las cuales se van haciendo más grandes conforme se acerca al subcutis; subcutis 150-300 µm de grosor, formando una capa parenquimatosa color café pálido a verde claro, compuesta de células isodiamétricas, 8-30 μm, pared gruesa de 2 μm; ascas globosas, 20-28(31) μm, hialinas, pared gruesa, octosporadas; ascosporas globosas, 8.5-11.5 µm de diámetro (Q=1.0-1.06), sin ornamentación, color verde oliva pálido (56) en KOH, color verde amarillento en masa, espinas cortas, 0.8-1.2 μm de alto.

Hábito: hipogeo, solitario a gregario bajo *Carpinus* caroliniana Walt.

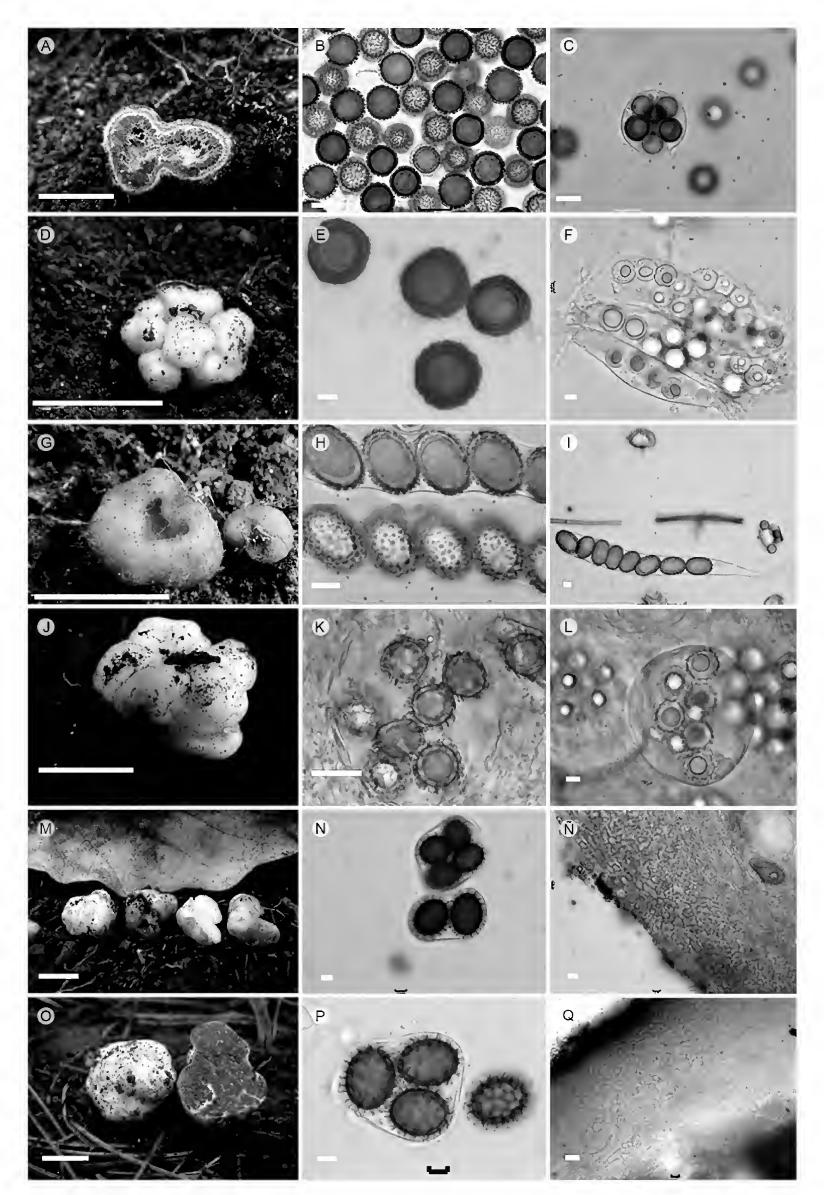


Figura 1: Elaphomyces appalachiensis Linder (*Gómez-Reyes 889*): A. ascoma (barra=10 mm); B. ascosporas (barra=10 μm); C. asca (barra=10 μm). *Genabea cerebriformis* (Harkn.) Trappe (*Gómez-Reyes 778*): D. ascoma (barra=10 mm); E. ascosporas (barra=10 μm); F. asca (barra=10 μm). *Genea mexicana* Guevara, Göker & Stielow (*Gómez-Reyes 852*): G. ascoma (barra=10 mm); H. ascospora (barra=10 μm); I. asca (barra=10 μm). *Hydnobolites cerebriformis* Tul. & C. Tul. (*Gómez-Reyes 876*): J. ascoma (barra=10 mm); K. ascosporas (barra=10 μm); L. ascas (barra=10 μm). *Tuber pseudoseparans* G. Guevara, G. Bonito & J. Trappe (*Gómez-Reyes 874*): M. ascoma (barra=10 mm); N. ascosporas y ascas (barra=10 μm); Ñ. peridio (barra=10 μm). *Tuber tequilanum* G. Guevara, G. Bonito & J. Trappe (*Gómez-Reyes 761*): O. ascoma (barra=10 mm); P. ascosporas y ascas (barra=10 μm); Q. peridio (barra=10 μm).



Hábitat: bosque mesófilo de montaña.

Temporada: julio-septiembre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Michoacán, Uruapan, Estación biológica "Vasco de Quiroga" (La Alberca, Toreo el Alto), 3.VII.2015, *Gómez-Reyes 889* (EBUM); loc. cit., 31.VII.2015, *Gómez-Reyes 897* (EBUM); loc. cit., 11.IX.2015, *Gómez-Reyes 903* (EBUM).

Observaciones: el material revisado coincide con la descripción de Castellano et al. (2012), quienes mencionan que esta especie se caracteriza por poseer micelio color violeta que recubre al ascoma. Otro taxon similar a *E. appalachiensis* es *E. atropurpureus* Vittad.; sin embargo, ambas especies se diferencian por la densidad de la ornamentación de las ascosporas, es menos densa en *E. atropurpureus* que en *E. appalachiensis*. Por otro lado, se observan algunas diferencias en el tamaño de las esporas; Castellano et al. (2012) mencionan las esporas de 7-9 μm de diámetro sin la ornamentación. Sin embargo, los ejemplares del presente trabajo son más grandes, de 8.5-11.5 μm de diámetro, mientras que *E. atropurpureus* presenta esporas de 10 μm de diámetro según Saccardo (1889) y de acuerdo con Paz et al. (2012) son de (8-)9-12(-14) μm.

Elaphomyces appalachiensis está citada para los Estados Unidos de América, de los estados de Tennessee, Florida, Iowa, West Virginia, y en México para los estados de Nuevo León y Tamaulipas (Castellano et al., 2012). Se cita por segunda ocasión para el país y por primera vez para el estado de Michoacán; además representa la distribución austral de la especie, la cual se amplía hasta el Sistema Volcánico Transversal.

Genabea cerebriformis (Harkn.) Trappe, Mycotaxon 2(1): 118. 1975. Figs. 1D-F.

= *Myrmecocystis candida* Harkn., Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 3, Bot. 1: 269. 1899.

- ≡ Myrmecocystis cerebriformis Harkn. 1899.
- *≡ Genea cerebriformis* (Harkn.) Gilkey, University of Calif. Publ. Bot. 6. 1916.

Ascoma 4-7 × 3-4 mm diámetro, subgloboso lobulado; peridio color amarillento (9) a café claro (10), superficie ligeramente verrugosa; gleba irregular con una o varias cámaras; olor y sabor no registrado; peridio 150-350 µm, dos capas; epicutis pseudoparenquimatoso 150-250 µm de grosor, color café amarillento en la parte externa, hialina al interior, células globosas, subglobosas e irregulares 12-26 µm, pared gruesa de 2-4 µm de grosor; subcutis 50-80 µm de grosor, compuesto de hifas entremezcladas 5-8 μm , hialinas, pelos hifales 4-9 μm de ancho, color café, pared gruesa, 1-1.5 µm de grosor, simples, septados; ascas clavadas de (190)200-245 × 17-22 µm, hialinas, pared delgada, octosporadas; paráfisis septadas, ramificadas con ápice redondeado, 4-6 µm de ancho; ascosporas globosas 27-36 µm (Q=1.0-1.03), incluyendo la ornamentación, hialinas en agua, densamente ornamentadas, con prominentes espinas 3-5 μm de alto.

Hábito: hipogeo, solitario a gregario bajo *Carpinus* caroliniana.

Hábitat: bosque mesófilo de montaña.

Temporada: septiembre a octubre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Michoacán, Uruapan, Estación biológica "Vasco de Quiroga" (La Alberca, Toreo el Alto), 2.X.2012, *Gómez-Reyes* 778 (EBUM), loc. cit., 11.IX.2015, *Gómez-Reyes* 904 (EBUM).

Observaciones: el género *Genabea* Tul. & C. Tul. se separa de *Genea*, un género afín, por presentar las siguientes características: peridio color amarillento a café, micelio basal ausente, ascosporas generalmente globosas con ornamentación equinulada, ascas elipsoides, clavadas o irregulares con arreglo de ascosporas uniseriado,

biseriado o irregular e himenio interrumpido por zonas estériles. El género *Genea* presenta el peridio color café a negro, micelio basal presente, ascosporas elipsoides a subglobosas con ornamentación verrugosa, ascas cilíndricas, arreglo de ascosporas uniseriado e himenio continuo (Trappe, 1975; Smith et al., 2006).

Gilkeya compacta (Harkn.) M.E. Sm. & Trappe es similar a Genabea cerebriformis; sin embargo, la primera presenta peridio color rojizo además de la ornamentación de las ascosporas que es verrugosa. Asimismo, se separa de las distintas especies de Genea por el peridio color café a negruzco, ascosporas elipsoides a subglobosas con ornamentación verrugosa. Otra especie similar a Genabea cerebriformis es G. sphaerospora Mattir., la cual se distribuye en Europa, con ascosporas más grandes de 35-40 μm de diámetro (Montecchi y Sarasini, 2000), que las de G. cerebriformis que miden 29-34 μm de diámetro (Trappe et al., 2007).

Esta especie se distribuye desde el oeste de los Estados Unidos de América hasta México (Trappe et al., 2009). A pesar de que Trappe et al. (2007; 2009) mencionaron que *G. cerebriformis* se distribuye en México, no se ha encontrado ninguna descripción con material proveniente del país, por lo que la presente descripción corresponde al primer registro con base en material mexicano.

Genea mexicana Guevara, Göker & Stielow, Mycol. Progr. 11: 718. 2012. Figs. 1G-I.

Ascoma 10 × 9 mm de diámetro, globoso a subgloboso, lobulado, consistencia quebradiza, orificio superior 2-3 mm cubierto con finas vellosidades; peridio color café amarillento (11) a café oscuro (12), cubierto de finas escamas, superficie pubescente, pelos hasta 3 mm de largo, en la base numerosos rizomorfos color café, reacción negativa al KOH 5%; gleba con una cámara, blanquecina a grisácea (2B); epitecio color café claro (10) a café amarillento (11), numerosos pelos hifales; olor y sabor no registrados; peridio 100-350 μm de ancho, dos capas; epicutis pseudoparenquimatosa 50-180 μm de grosor, con células

isodiamétricas 15-40 µm de diámetro, pared ancha 2 µm de grosor, color café en agua y KOH 5%; pelos hifales 4-9 µm de diámetro, pared gruesa color café rojizo, septados, ramificados, emergen de manera individual o agrupados; subcutis de 50-100 µm de grosor, compuesto por hifas postradas entrelazadas, pared gruesa 5-8 µm de ancho, hialina en KOH 5%; ascas cilíndricas, uniseriadas, 200-286 × 18-23 µm, pared delgada menor a 1 µm de grosor, hialinas en KOH 5%, negativo al Melzer, con pedicelo, octosporadas; ascosporas 28-36 × 18-23 µm elipsoides (Q=1.4-1.61), ornamentación verrugosa (1-3 µm de alto), hialinas en agua, en KOH 5% pierden la ornamentación.

Hábito: hipogeo, gregario bajo Quercus L.

Hábitat: bosque de pino-encino con elementos de bosque mesófilo de montaña.

Temporada: julio a septiembre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Michoacán, Morelia, Ichaqueo, 29. VII.2014, *Gómez-Reyes 852* (EBUM). Uruapan, Estación biológica "Vasco de Quiroga" (La Alberca, Toreo el Alto), 7. VII.2012, *Gómez-Reyes 773* (EBUM).

Observaciones: los ejemplares revisados coinciden con la descripción de Guevara et al. (2012), quienes describieron la especie para el Estado de México y hasta entonces la única localidad de la que se tenía conocimiento, por lo que el presente registro amplía su distribución en el Sistema Volcánico Transversal. *Genea mexicana* es similar a *G. hispidula* Berk. ex Tul. & C. Tul., la cual se diferencia por el tamaño de las ascosporas, *G. hispidula* presenta ascosporas más grandes, hasta 45 µm de largo (Pegler et al., 1993). También es similar con *G. arenaria* Harkn.; sin embargo, presenta ascosporas más pequeñas, de 20-28 µm de largo (Smith et al., 2006).

Hydnobolites cerebriformis Tul. & C. Tul., Annls Sci. Nat., Bot., sér. 2, 19: 279. 1843. Figs. 1J-L.



= *H. cerebriformis* var. *soehneri* G. Gross, Z. Mykol. 62(2): 179. 1996.

Ascoma 6-18 × 6-17 mm diámetro, subgloboso lobulado, irregular; peridio color blanco (2B) a blanco amarillento (3C), superficie lisa, en algunas áreas con hundimientos o pliegues; gleba sólida color blanco (2B) con pequeñas cámaras y venas ramificadas color blanco (2B), algunas llegan a unirse al peridio; olor y sabor no registrados; peridio 70-130 µm de ancho, una sola capa pseudoparenquimatosa con células isodiametricas 15-25 µm de ancho, pared delgada; la superficie del peridio presenta pelos hifales 2-6 µm de ancho, color café, con pared gruesa 1-1.5 µm de ancho, simples y septados; ascas globosas a subglobosas (90-)110-135 \times 80-95 μ m, hialinas, pared delgada, octosporadas; ascosporas globosas 20-30 μm (Q=1.0-1.1), incluyendo la ornamentación, hialinas en agua, densamente ornamentadas formando 3 a 4 retículos, 2-4 µm de alto.

Hábito: hipogeo, gregario bajo *Carpinus carolinia-na*, *Styrax* L., *Symplocos* Jacq., *Clethra* L. o *Quercus*.

Hábitat: en cañada con bosque mesófilo de montaña.

Temporada: septiembre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Michoacán, Morelia, Ichaqueo, 16.IX.2014, *Gómez-Reyes 871* (EBUM); loc. cit., 20.IX.2014, *Gómez-Reyes 876* (EBUM).

Observaciones: Actualmente se reconocen cuatro especies de *Hydnobolites*: *H. californicus* E. Fisch., *H. cerebriformis*, *H. baodingensis* E. Wu & Z. Lan y *H. javanicus* Höhn., se han registrado para Norteamérica las dos primeras.

Hydnobolites cerebriformis es similar a H. californicus; no obstante, se diferencian por el tamaño de las ascosporas más pequeñas (14-18 µm de diámetro) en H.

californicus (Gilkey, 1954), mientras que H. cerebriformis las presenta de 20.5-24.5 μ m de diámetro, incluyendo la ornamentación según Cazares et al. (1992), y de 12-25 μ m de diámetro sin incluir la ornamentación con espinas de 2-3 μ m, de acuerdo con Montecchi y Sarasini (2000).

Hydnobolites cerebriformis se conocía anteriormente del estado de Nuevo León por Cázares et al. (1992); éste registro corresponde a la segunda cita de la especie, ampliando así su área de distribución del norte de México al Sistema Volcánico Transversal.

Tuber pseudoseparans G. Guevara, G. Bonito & J. Trappe, Ascomycete.org 7(6): 370. 2015. Figs. 1M-Ñ.

Ascoma 6-22 × 4-19 mm de diámetro, subgloboso, consistencia firme; peridio no separable, ±0.5 mm de grosor, liso pero con depresiones pubescentes, color blanco pálido (2B) a café amarillento (6F); gleba color blanco (2B), en ejemplares jóvenes color café claro (28), apariencia marmolada con venas color blanco; olor y sabor no registrados; peridio 100-200 µm de ancho, dos capas; epicutis pseudoparenquimatosa 50-100 μm, con células isodiamétricas 7-20 µm de diámetro e hialinas; subcutis 70-100 µm, hifas entrelazadas de pared delgada e hialinas 2-5 µm; trama sin diferenciación entre la subcutis y las hifas que forman la trama; ascas 1-4(-5) ascosporas $80-120 \times 70-90 \mu m$, globosas a elipsoides, con pedicelo, hialinas en KOH; ascosporas color café dorado (12), subglobosas a estrechamente elipsoides, 28-65(-70) × 24-45 μm (Q=1.12-1.6) sin considerar la ornamentación; cantidad de ascosporas variables por asca, 1 ascospora 47.5-65 (70) \times 36-38.5 µm (Q=1.2-1.6); 2 ascosporas 40-51 \times 30-40 μ m (Q=1.2-1.5); 3 ascosporas 30-46 \times 26-35 μ m (Q=1.2-1.35); 4 ascosporas 28-37 × 24-33 μm (Q=1.12-1.34); 5 ascosporas 20-34 \times 18-27 μ m (Q=1.1-1.4), ornamentación en un retículo alveolado 2-5 µm de alto, 4-8 celdas de lo largo, 3-6 celdas de ancho.

Hábito: hipogeo, gregario bajo *Quercus castanea* Née y *Q. obtusata* Bonpl.

Hábitat: bosque de pino-encino.

Temporada: julio a noviembre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Michoacán, Morelia, Ichaqueo, 20.IX.2014, *Gómez-Reyes 874* (EBUM). Uruapan, Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, 3.X.2009, *Gómez-Reyes 210* (EBUM); loc. cit., 4.IX.2010, *Gómez-Reyes 375* (EBUM).

Observaciones: *Tuber pseudoseparans* se distingue del resto de las especies de *Tuber* P. Micheli ex F.H. Wigg. del grupo *Puberulum* citadas para México, por el tamaño de las ascosporas, alcanzando hasta 65 µm de largo; no obstante, en uno de los ejemplares revisados se encontraron ascosporas hasta de 70 µm de largo, las más grandes conocidas para el país. En México se conocía solo para el estado de Jalisco (Guevara et al., 2015b); con el presente reporte se amplía su distribución al estado de Michoacán.

Tuber tequilanum G. Guevara, G. Bonito & J. Trappe, Ascomycete.org 7(6): 370. 2015. Figs. 10-Q.

Ascoma 22 × 19 mm de diámetro, globoso a subgloboso, consistencia firme; peridio no separable, finamente pubescentes, color blanco (2B), blanquecino (4C), café amarillento (11) al contacto; gleba blanquecina (3C) a color café claro (4D) en ejemplares jóvenes, color café oscuro (31) en ejemplares maduros, apariencia marmolada con venas color blanco (2B); olor y sabor no registrado; peridio 100-200 µm de ancho, dos capas; epicutis pseudoparenquimatosa 100-120 µm de ancho, células isodiamétricas de 7-25 µm de diámetro, hialinas, pared ancha; subcutis 60-100 µm de ancho, hifas entrelazadas, hialinas 2-5 μm de ancho, pared delgada; ascas de 1-4(-5) ascosporas, 74-134 × 58-123 μm, globosas a elipsoides, paredes de las ascas delgadas cuando joven a gruesas, hialinas en KOH; ascosporas color café amarillento a café dorado (12), subglobosas a estrechamente elipsoides, 24- $51 \times 19-36 \,\mu m$ (Q=1.07-1.7) sin ornamentación; ascosporas contenidas, 1 ascospora 33-51 × 25-36 μm, 2 ascosporas 33-43 \times 25-32 μ m, 3 ascosporas 28-39 \times 23-29 μ m, 4 ascosporas 26-38 \times 19-28 μ m, 5 ascosporas 24-36 \times 20-26 μ m, ornamentación en retículo alveolado, 2-5 μ m de alto, 4-7 celdas de largo, 3-6 celdas de ancho.

Hábito: hipogeo, gregario bajo *Quercus castanea*, *Q. magnoliifolia* Née.

Hábitat: bosque de pino-encino y bosque de encino.

Temporada: en septiembre y octubre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Michoacán, Madero, Llano de la Vaquita, 13.IX.2014, *Gómez-Reyes* 878 (EBUM); Morelia, Atécuaro, Puerto Madroño ejido La Ampliación, 18.X.2011 *Gómez-Reyes* 761 (EBUM); Ichaqueo, 19.X.2011, *Gómez-Reyes* 764 (EBUM); loc. cit., 23.VIII.2014, *Gómez-Reyes* 865 (EBUM), loc. cit., 16.IX.2014, *Gómez-Reyes* 872 (EBUM).

Observaciones: Los ejemplares revisados coinciden con la descripción de Guevara et al. (2015b). *Tuber tequila-num* se describió del estado de Jalisco y se distingue por presentar un peridio blanquecino el cual se mancha color café claro al contacto y una gleba café oscura. *Tuber tequilanum* es similar a *T. pseudoseparans*; sin embargo, esta última presenta ascosporas de mayor tamaño (46-65 × 33-46 µm) y la gleba es color café claro. Se distingue de *T. bonitoi* G. Guevara & Trappe, porque ésta presenta un peridio y ascosporas más anchas que *T. tequilanum*. El presente registro es la segunda cita para el país y la primera para el estado de Michoacán.

Discusión

El presente trabajo contribuye al conocimiento sobre la taxonomía y distribución de diversas especies de ascomicetos de hábito hipogeo. Con los registros mencionados arriba, el número de hongos hipogeos para el estado de Michoacán se incrementa de 13 a 19 especies, 18 de las cuales se han recolectado en el Sistema Volcánico Transversal. Sin embargo, sigue siendo pobre el conocimiento que se tiene acerca de este grupo y es necesario seguir



realizando estudios. Debido a su importancia ecológica aportan información relevante, pues forman asociaciones micorrícicas con diversos hospederos de los bosques templados como encinos y pinos entre otras especies, como el caso de *Carpinus caroliniana* catalogada como Amenazada (A) en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), y que se reporta en asociación con *Elaphomyces appalachiensis*, *Genabea cerebriformis* e *Hydnobolites cerebriformis*. Además, los ecosistemas donde se distribuye este grupo de organismos están siendo amenazados por el cambio de uso de suelo para su conversión en huertas de aguacate. Al menos en el estado de Michoacán se ha estimado un incremento en la superficie de producción aguacatera de 75% de 1980 a 2012 (Chávez-León et al., 2012).

Esta región biogeográfica es de gran importancia biológica, ahí se distribuyen 25 de las 42 especies de ascomicetos hipogeos que se han reportado para el país. El Sistema Volcánico Transversal para algunos grupos de especies representa una barrera o un filtro, mientras que otros lo han aprovechado como un corredor, o han encontrado refugio en alguna de sus numerosas montañas (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1987; Morón y Ordoñez-Reséndiz, 2015). Por ejemplo, Elaphomyces appalachiensis, de acuerdo con Castellano et al. (2012), se distribuye en el este de los Estados Unidos de América y el noroeste de México (Nuevo León y Tamaulipas) y con el presente registro hasta el occidente del centro del país. Además, esta región alberga un gran número de especies endémicas. Hasta el momento Genea mexicana, Tuber pseudoseparans y T. tequilanum solo se conocen para el Sistema Volcánico Transversal en asociación con diversas especies de encino en altitudes que oscilan entre 2100 y 3100 m en el caso de G. mexicana (Guevara et al. 2012), y de 1500 y 2300 m para las dos especies de Tuber. De acuerdo con Guevara et al. (2015b) este último género presenta altos niveles de endemismo continental como resultado de patrones de una limitada dispersión.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

VMGR y AMOG realizaron las recolectas. VMGR escribió el manuscrito con la colaboración de GVM, AMOG y

GGG, quienes aportaron en la redacción del trabajo y/o la revisión crítica de su contenido intelectual. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

AGRADECIMIENTOS

Gómez-Reyes agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la Estancia de Posdoctorado Vinculada al Fortalecimiento de la Calidad del Posgrado Nacional convocatoria 2017(2). Guevara Guerrero agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Sistema Nacional de Investigadores por su apoyo económico utilizado en el estudio de los hongos hipogeos de México.

LITERATURA CITADA

Castellano, M. A., J. M. Trappe, Z. Maser y C. Maser. 1989. Keys to spores of the genera of hypogeous fungi of North temperate forests with special reference to animal mycophagy. Mad River Press. Eureka, USA. 186 pp.

Castellano, M. A., G. Guevara, J. García y J. M. Trappe. 2012. *Elaphomyces appalachiensis* and *E. verruculosus* sp. nov. (Ascomycota, Aurotiales, Elaphomycetaceae) from Eastern North America. Revista Mexicana de Micología 35: 17-22.

Cázares, E., J. García, J. Castillo y J. M. Trappe. 1992. Hypogeous fungi from Northern Mexico. Mycologia 84(3): 341-359. DOI: https://doi.org/10.2307/3760186

Chávez-León, G., L. M. Tapia, M. Bravo, J. T. Sáenz, H. J. Muñoz, I. Vidales, A. Larios, J. B. Rentería, F. J. Villaseñor, J. L. Sánchez, J. J. Alcántar y M. Mendoza. 2012. Impacto del cambio del uso del suelo forestal a huertos de aguacate. Libro Técnico No. 13. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro de Investigación Pacífico Centro, Campo Experimental Uruapan. Uruapan, México. 76 pp.

Fogel, R. y J. M. Trappe. 1978. Fungus consumption (mycophagy) by small animals. Northwest Science 52: 1-31.

- Garza, F., J. García y J. Castillo. 1985. Macromicetos asociados al bosque de *Quercus rysophylla* en algunas localidades del centro del Estado de Nuevo León. Revista Mexicana de Micología 1: 423-438.
- Gilkey, H. M. 1954. North American Flora, Series II, Part I: Tuberales. The New York Botanical Garden. New York, USA. 36 pp.
- Gómez-Reyes, V. M., I. R. Hernández-Salmerón, A. Terrón-Alfonso y G. Guevara. 2012. Estudio taxonómico de *Elaphomyces* spp. (Ascomycota, Eurotiales, Elaphomycetaceae) de Michoacán, México. Revista Mexicana de Micología 36: 57-62.
- Gómez-Reyes, V. M., M. Gómez-Peralta, A. Terrón-Alfonso y G. Guevara. 2014. Descripción de *Trappea darkeri* (Trappeaceae: Hysterangiales) de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85(4): 1265-1268. DOI: https://doi.org/10.7550/rmb.43995
- Gómez-Reyes, V. M., M. Gómez-Peralta y G. Guevara. 2017. Primer reporte y distribución de *Delastria rosea* (Pezizales: Incertae sedis) en México. Acta Botanica Mexicana 119: 139-144. DOI: https://doi.org/10.21829/abm119.2017.1236
- Guevara, G., I. Báez-Alvarado, V. M. Gómez-Reyes y M. A. Castellano. 2015a. *Stephanospora michoacanensis* (Stephanosporaceae, Agaricales), a novel sequestrate truffle from North America. Revista Mexicana de Micología 41: 71-75.
- Guevara, G., G. Bonito y E. Cázares. 2013. Revisión del género *Tuber* (Tuberaceae: Pezizales) de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 84: S39-S49. DOI: https://doi.org/10.7550/rmb.31981
- Guevara, G., G. Bonito, E. Cázares, J. Rodríguez, R. Vigalys y J. M. Trappe. 2008a. *Tuber regimontanum*, new species of truffle from Mexico. Revista Mexicana de Micología 26: 17-20.
- Guevara, G., G. Bonito, E. Cázares-González, R. Healy, R. Vigalys y J. M. Trappe. 2015b. Novel *Tuber* spp. (Tuberaceae, Pezizales) in the Puberulum Group from Mexico. Ascomycete.org 7(6): 367-37.
- Guevara, G., M. A. Castellano y V. M. Gómez-Reyes. 2016. Two new *Aroramyces* species (Hysterangiaceae, Hyste-

- rangiales) from México. IMA FUNGUS 7(2): 235-238. DOI: https://doi.org/10.5598/imafungus.2016.07.02.02
- Guevara, G., M. A. Castellano, J. García, E. Cázares y J.
 M. Trappe. 2008b. *Hysterangium* (Hysterangiales, Hysterangiaceae) from northern Mexico. Revista Mexicana de Micología 28: 95-100.
- Guevara, G., B. Stielow, H. Tamm, E. Cázares y M. Göker. 2012. *Genea mexicana*, sp. nov., and *Geopora tolucana* sp. nov., new hypogeous Pyronemataceae from Mexico, and the taxonomy of *Geopora* reevaluated. Mycological Progress 11(3): 711-724. DOI: http://doi.org/10.1007/s11557-011-0781-y
- Healy, R. A., G. Bonito y G. Guevara. 2009. The truffle genus *Pachyphloeus* in the U.S. and Mexico: phylogenetic analysis and a new species. Mycotaxon 107(1): 61-71. DOI: https://doi.org/10.5248/107.61
- Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. L. Cking, H. T. Lumbsch, F. O. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. Mclaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y. Ch. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Kõljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miadlikowska, A. Miller, J. M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schüßler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, Ch. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. J. Yao y N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research 111(5): 509-547. DOI: https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.03.004
- Hosford, D. R. y J. M. Trappe. 1980. Taxonomic studies on the genus *Rhizopogon*, II. Notes and new records of species from Mexico and Caribbean countries. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 14: 3-15.
- Index Fungorum. 2017. An international project to index all formal names in the Fungi kingdom. http://www.indexfungorum.org. (consultado diciembre de 2017).



- Kovács, G. M., J. M. Trappe, A. M. Alsheikh, K. Hansen, R. A. Healy y P. Vági. 2011. *Terfezia* disappears from the American truffle mycota as two new genera and *Mattirolomyces* species emerge. Mycologia 103(4): 831-840. DOI: https://doi.org/10.3852/10-273
- Largent, D., D. Johnson y R. Watling. 1984. How to identify mushrooms to genus III: microscopic features. Mad River Press. Eureka, USA. 148 pp.
- Lumholtz, C. 1902. Unknown Mexico Vol. 1. Charles Scribner's Sons. New York, USA. 530 pp.
- Maser, C., A. W. Claridge y J. M. Trappe. 2008. Trees, truffles, and beasts, how forest function. Rutgers University Press. New Jersey, USA. 288 pp.
- Montecchi, A. y M. Sarasini. 2000. Funghi ipogei d'Europa. Associazione Micologica Bresadola y Fondazione Centro Studi Micologici. Vicenza, Italia. 714 pp.
- Moreno, G., M. Lizárraga, M. Esqueda, R. Galán y P. Alvarado. 2012. New records of little-known species of *Carbomyces* (Carbomycetaceae, Ascomycota). Mycotaxon 120(2): 89-98. DOI: https://doi.org/10.5248/120.89
- Morón, M. A. y M. M. Ordoñez-Reséndiz, 2015. *Phyllophaga* (s. str.) *villardoi*, nueva especie del Eje Neovolcánico Transmexicano (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). Dugesiana 22(1): 39-42.
- Motic. 2004. Motic Image Plus 2.0. Motic China group. Co., Ltd. Hong Kong, China. http://www.motic.com
- Nuske, S. J., K. Vernes, T. W. May, A. W. Claridge, B.
 C. Congdon, A. Krockenberger y S. E. Abell. 2017.
 Redundancy among mammalian fungal dispersers and the importance of declining specialists. Fungal Ecology 27: 1-13. DOI: https://doi.org/10.1016/j. funeco.2017.02.005
- Ouanphanivanh, N., Z. Merényi, A. K. Orczán, Z. Bratek, Z. Szigeti y Z. Illyés. 2008. Could orchids indicate truffle habitats? Mycorrhizal association between orchids and truffles. Acta Biologica Szegediensis 52(1): 229-232.
- Paz, I., C. Lavoise, L. Barrio, F. Richard y P. A. Moreau. 2012. Propuesta de dos nuevas especies del género *Elaphomyces*, dos primeras citas para la Península Ibérica y una clave de identificación de las especies del género para Europa. Boletín Micológico FAMCAL 7: 85-104.

- Pegler, D. N., B. M. Spooner y T. W. K. Young. 1993. British truffles, a revision of British hypogeous fungi. Royal Botanic Gardens, Kew. Kew, UK. 211 pp.
- Piña-Páez, C., R. Garibay-Orijel, G. Guevara-Guerrero y M. A. Castellano. 2017. Descripción y distribución de *Hydnotria cerebriformis* (Discinaceae: Pezizales) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 88(2): 269-274. DOI: https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.017
- RBGE. 1969. Flora of British Fungi, color identification Chart. 5 ed. Royal Botanic Garden. Edinburgh, UK.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F., México. 432 pp.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. Trace 12: 12-21.
- Saccardo, P. A. 1889. Discomyceteae et Phymatosphaeriaceae. Sylloge Fungorum 8: 1-1143.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. 78 pp. http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010.
- Shefferson, R. P., T. Kull y K. Tali. 2008. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine tailings hills. American Journal of Botany 95: 156-164. DOI: https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.156
- Smith, M. E., J. M. Trappe y D. M. Rizzo. 2006. *Genea, Genabea* and *Gilkeya* gen. nov.: ascomata and ectomycorrhiza formation in *Quercus* Woodland. Mycologia 98(5): 699-716. DOI: https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832642
- Splivallo, R., S. Ottonello, A. Mello y P. Karlovsky. 2011. Truffle volatiles: from chemical ecology to aroma biosynthesis. New Phytologist 189(3): 688-699. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03523.x
- Trappe, J. M. 1975. Generic synonyms in the Tuberales. Mycotaxon 2(1): 109-122.
- Trappe, J. M. y E. Cázares. 2006. *Tuber guzmanii*, a new truffle from Southern México. International Journal of Medicinal

- Mushrooms 8(3): 279-282. DOI: https://doi.org/10.1615/ IntJMedMushr.v8.i3.90
- Trappe, M., F. Evans y J. M. Trappe. 2007. Field Guide to North American Truffles: hunting, identifying, and enjoying the world's prized fungi. Ten Speed Press. Berkeley, USA. 136 pp.
- Trappe, J. M. y G. Guzmán. 1971. Notes on some hypogeous fungi from Mexico. Mycologia 63: 317-332.
- Trappe, J. M., G. Guzmán y C. Vázquez-Salinas. 1979. Observaciones sobre la identificación, distribución y usos de los hongos del género *Elaphomyces* en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 13: 145-150.
- Trappe, J. M., R. Molina, D. L. Louma, E. Cázares, D. Pilz, J.
 E. Smith, M. A. Castellanos, S. L. Miller y M. J. Trappe.
 2009. Diversity, Ecology, and Conservation of Truffle
 Fungi in Forest of the Pacific Northwest. Department of
 Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research
 Station. Portland, USA. 194 pp.



Dahlia merckii y D. rupicola (Asteraceae, Coreopsideae), dos nuevos registros para la región de la Nueva Galicia, México

Dahlia merckii and D. rupicola (Asteraceae, Coreopsideae), two new records for the Nueva Galicia region, Mexico

Rafael Guadalupe Macías-Flores¹, Claudia Janeth Ramírez-Díaz², Jesús Guadalupe González-Gallegos³

Pablo Carrillo-Reyes⁴, Arturo Castro-Castro^{3,5}

I Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Altamira, Licenciatura en Biología, carretera Tampico-Mante km 24.5, 89600 Al-

2 Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), calle 43 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, 97205 Mérida, Yucatán, México.

tamira, Tamaulipas, México.

- 3 Cátedras CONACyT-Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Sigma No. 119, 20 de Noviembre II, 34234 Durango, Durango, México.
- 4 Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Herbario Luz María Villarreal de Puga del Instituto de Botánica, Camino Ramón Padilla Sánchez No. 2100, Nextipac, 44600 Zapopan, Jalisco, México.
- 5 Autor para la correspondencia: arca68@hotmail.com

Recibido: 11 de diciembre de 2017. Revisado: 9 de febrero de 2018. Aceptado: 2 de abril de 2018. Primero en línea: 16 de agosto de 2018. Publicado: 3 de octubre de 2018.

Citar como

Macías-Flores, R. G., C. J. Ramírez-Díaz, J. G. González-Gallegos, P. Carrillo-Reyes y A. Castro-Castro. 2018. *Dahlia merckii y D. rupicola* (Asteraceae, Coreopsideae), dos nuevos registros para la región de la Nueva Galicia, México. Acta Botanica Mexicana 125: 49-60. DOI: 10.21829/abm125.2018.1328

DOI:

10.21829/abm125.2018.1328

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: *Dahlia* es un género característico de Asteraceae tribu Coreopsideae y para la Nueva Galicia se conocían ocho especies. El presente texto tiene como finalidad reportar dos especies adicionales.

Métodos: Exploraciones botánicas en Nueva Galicia fueron llevadas a cabo. Se revisaron y determinaron ejemplares depositados en los herbarios ANSM, BUAP, CFNL, CHAPA, CIIDIR, ENCB, FCME, IBUG, IEB, MEXU, QMEX, SLPM, UAT, UAZ y XAL. Se realizaron descripciones morfológicas ampliadas y una clave de identificación a partir de la consulta de literatura especializada, del análisis de ejemplares de herbario y la revisión de plantas en el campo. La información recopilada se analizó con un sistema de información geográfica para la elaboración de mapas de distribución y propuestas para categorías de protección.

Resultados clave: Se documenta a *Dahlia merckii* y *D. rupicola* para la Nueva Galicia. Estos nuevos registros extienden el área de distribución para ambas especies al occidente de México. De acuerdo a las categorías y criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, *D. merckii* se puede tratar como una especie en Preocupación Menor. *Dahlia rupicola* podría considerarse En Peligro tomando en cuenta los valores de extensión de la ocurrencia y el área de ocupación.

Conclusiones: Estos datos extienden la amplitud adaptativa de las dos especies de *Dahlia* a hábitats con condiciones ecológicas diferentes a las antes reconocidas. Recomendamos la realización de estudios para evaluar el estado de conservación de la totalidad de especies del género, de acuerdo a las categorías de conservación a nivel nacional e internacional. Por último, la ampliación de las distribuciones de *D. merckii* y *D. rupicola* también señala la necesidad de continuar e impulsar la exploración botánica en México.

Palabras clave: disyunción geográfica, Heliantheae, occidente de México.

ABSTRACT:

Background and Aims: *Dahlia* is a characteristic genus of Asteraceae tribe Coreopsideae and eight species were known in Nueva Galicia. The objective of the present communication is to report two additional species.

Methods: Botanical explorations were carried out in Nueva Galicia. Additionally, *Dahlia* specimens deposited at the herbaria ANSM, BUAP, CFNL, CHAPA, CIIDIR, ENCB, FCME, IBUG, IEB, MEXU, QMEX, SLPM, UAT, UAZ and XAL were reviewed and identified. Morphological descriptions and an identification key were made based on the analysis of specialized literature, revision of herbaria specimens and plants in the field. A database was compiled with the information and was analyzed with a geographic information system for the elaboration of distribution maps and proposals for protection categories.

Key results: We documented *Dahlia merckii* and *D. rupicola* in Nueva Galicia. These new records extend the distribution area for both species to western Mexico. According to the categories and criteria of the International Union for Conservation of Nature, *D. merckii* can be qualified as a Least Concern species. Meanwhile, *D. rupicola* could be considered as Endangered if the area of occupation and the extension of occurrence are taken into account.

Conclusions: This information extends the adaptive amplitude of both *Dahlia* species to habitats with different ecological conditions to those previously documented. We recommend carrying out studies to evaluate the conservation status of all the species in the genus according to conservation categories at national and international scales. Finally, the expanded distributions of *D. merckii* and *D. rupicola* indicate the need to continue and promote botanical exploration in Mexico.

Key words: geographic disjunction, Heliantheae, western Mexico.

Introducción

En la región de la Nueva Galicia confluyen seis provincias biogeográficas: Costa Pacífica Mexicana, Cuenca del Balsas, Desierto Chihuahuense, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Occidental (Rzedowski y McVaugh, 1966; Morrone et al., 2017). Esta coincidencia de sistemas biogeográficos ha promovido una riqueza florística elevada. La familia Asteraceae es un ejemplo de esta diversificación en el occidente de México. Por ejemplo, Villaseñor (1991; 1993) y Harker (2017) señalan que en el occidente mexicano existen entre 690 y 889 taxones para la familia, y que esta región del país representa uno de sus centros de riqueza y endemismo para las tribus Heliantheae y Coreopsideae.

Uno de los integrantes de Coreopsideae es el género Dahlia Cav. El género se integra por 37 especies y para la Nueva Galicia se han reportado ocho de ellas: D. barkerae Knowles & Westc., D. coccinea Cav., D. pugana Aarón Rodr. & Art. Castro, D. scapigera (A. Dietr.) Knowles & Westc., D. sherffii P.D. Sørensen, D. sorensenii H.V. Hansen & Hjert., D. tenuicaulis P.D. Sørensen y D. wixarika Art. Castro, Carr.-Ortiz & Aarón Rodr. (Sørensen, 1969; McVaugh, 1984; Castro-Castro et al., 2012, 2015; Carrasco-Ortiz, 2013). Sin embargo, exploraciones botánicas y la revisión de ejemplares de herbario recientes nos han permitido identificar una riqueza mayor en la Nueva Galicia.

El objetivo de esta comunicación es dar a conocer la presencia de *D. merckii* Lehm. y *D. rupicola* P.D. Sørensen. Se presentan descripciones morfológicas ampliadas para estas especies, un mapa y discusiones sobre su distribución geográfica, su estado de conservación, y una clave para la identificación de todas las especies de *Dahlia* para la región de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron exploraciones botánicas en la región de la Nueva Galicia. Se examinaron y determinaron ejemplares depositados en los herbarios ANSM, BUAP, CFNL, CHAPA, CIIDIR, ENCB, FCME, IBUG, IEB, MEXU, QMEX, SLPM, UAT, UAZ y XAL (acrónimos según

Thiers, 2017). Las descripciones morfológicas ampliadas y la clave de identificación se lograron a partir de la consulta de literatura especializada (Sørensen, 1969; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2008), revisión de ejemplares tipo (JSTOR, 2017), del análisis de 148 ejemplares de herbario y observación de plantas en campo. Para los términos botánicos se utilizó la propuesta de Moreno (1984). Se conformó una base de datos que se analizó con el sistema de información geográfica ArcView Gis 3.3 (ESRI, 2002) para la elaboración de mapas de distribución de las especies dentro de los límites de la Nueva Galicia bajo las pautas señaladas en Castro-Castro et al. (2015). Por último, para el área de distribución de Dahlia merckii y D. rupicola se calculó la extensión de la presencia (EOO) y el área de ocupación (AOO) con el uso de la plataforma GeoCAT (Bachman et al., 2011). Los valores resultantes, junto con nuestras observaciones de campo, fueron utilizados para determinar su riesgo de extinción con base en el sistema de clasificación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2012).

RESULTADOS

Dahlia tiene una distribución amplia en la Nueva Galicia (Fig. 1). Además de las ocho especies citadas por Castro-Castro et al. (2015), D. merckii y D. rupicola representan dos nuevos registros y elevan la cantidad de taxones a diez. A continuación, se presenta una clave para la identificación para las especies de Dahlia en la región de estudio, descripciones morfológicas ampliadas y comentarios sobre la distribución y estado de conservación para los dos nuevos registros.

Clave para la identificación de las especies de Dahlia que crecen en Nueva Galicia, México

- 1a. Filarias externas reflejas o extendidas en la antesis ... 2
- 1b. Filarias externas erectas o ascendentes en la antesis... 6
- 2a. Flores liguladas, color rojo, anaranjado o amarillo ...

 D. coccinea Cav.
- 3a. Plantas arborescentes o arbustivas, decumbentes, 1.5-3 m de altura *D. tenuicaulis* P.D. Sørensen



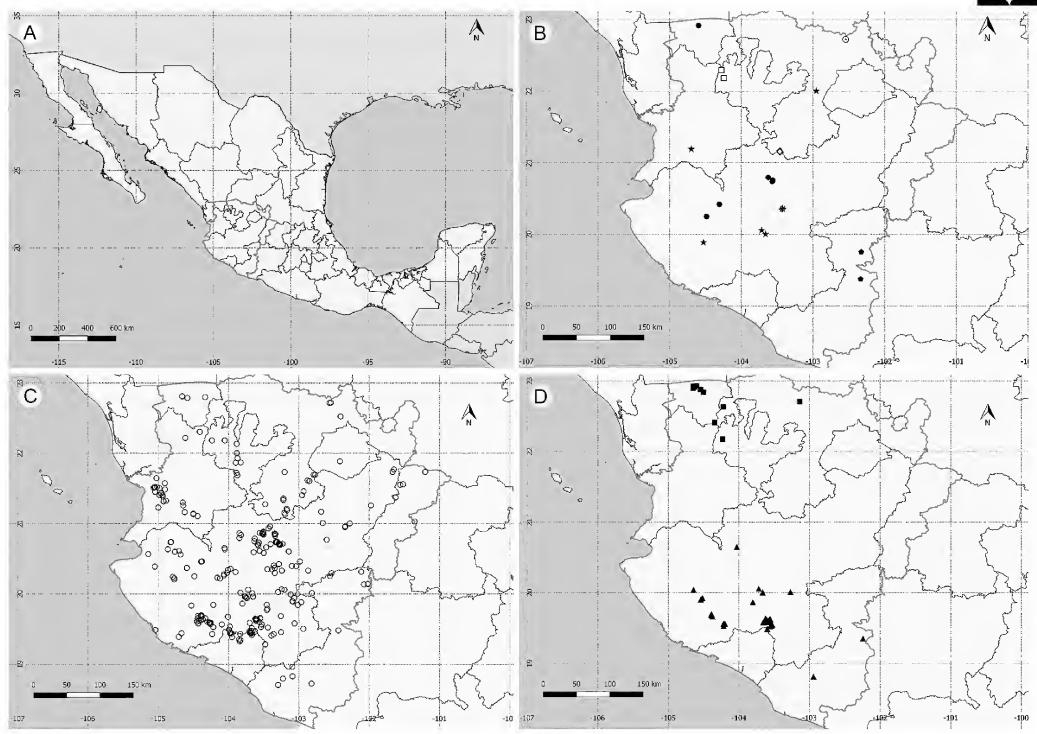


Figura 1: Distribución geográfica del género *Dahlia* Cav. en la Nueva Galicia, México. A. mapa de México con el polígono de la Nueva Galicia; B. *D. barkerae* Knowles & Westc. (asteriscos), *D. merckii* Lehm. (círculos vacíos con punto central), *D. pugana* Aarón Rodr. & Art. Castro (círculos rellenos), *D. rupicola* P.D. Sørensen (rombos vacios), *D. scapigera* (A. Dietr.) Knowles & Westc. (pentágonos), *D. sorensenii* H.V. Hansen & Hjert. (estrellas), *D. wixarika* Art. Castro, Carr.-Ortiz & Aarón Rodr. (cuadros vacíos); C. *D. coccinea* Cav. (círculos vacios); D. *D. sherffii* P.D. Sørensen (cuadros rellenos), *D. tenuicaulis* P.D. Sørensen (triángulos).

- 7a. Tallos y envés de las hojas vilosos; folíolos anchamente ovados a suborbiculares; capítulos dispuestos en grupos de 2-3 *D. barkerae* Knowles & Westc.
- 8a. Plantas arbustivas; raíces tuberosas ausentes; hojas bipinnatisectas; cipselas oblongo-rectangulares, 10-12 mm de longitud *D. rupicola* P.D. Sørensen

- - .. *D. wixarika* Art. Castro, Carr.-Ortiz & Aarón Rodr.

Dahlia merckii Lehm., Del. Sem. Hort. Hamburg. 4. 1839. TIPO: MÉXICO. Localidad exacta desconocida, material original cultivado en el Jardín Botánico de Hamburgo a partir de semillas colectadas en México, *H. J. Merck s.n.* (lectotipo: GH!, isolectotipo: K!). Figs. 1B, 2C.

Hierba perenne, 0.5-2 m de alto; raíces fasciculadas; tallo herbáceo, fistuloso, 0.3-1.2 cm de diámetro, rollizo o hexangular en corte transversal, glabro o con anillos de tricomas en los nudos; internudos 1-27 cm de largo; pecíolo hueco, 4-16 × 0.2 cm, ensanchado en la base y envolviendo al tallo, glabro; hojas deltoides a ovadas en contorno general, 14-38 × 12-35 cm, pinnadas o frecuentemente bipinnadas, a veces algunas indivisas; estipelas presentes en la base del primer par de folíolos, 0.8- 4.6×0.3 -3.2 cm; foliolos 5-7, opuestos, sésiles, (2.5-)4- 16×1.7 -5.3 cm, a veces el folíolo terminal con peciólulo, (1-)2.8-4 cm de largo, ovados, obovados o romboides, agudos o acuminados en el ápice, cuneados y decurrentes en la base, herbáceos, bicolores, color verde oscuro en el haz, verde pálidos en el envés, glabros o esparcidamente pubérulos en ambas superficies, margen irregularmente serrado a dentado-crenado, con 1-5 dientes por lado, a veces lobado o subentero, ciliolado; lóbulos de los folíolos y foliólulos alternos, 0.6-2.7 × 0.9-1.3 cm, lanceolados; cabezuelas 10-90 por planta, 4.5-6 cm de diámetro, elevadas por encima de la parte foliosa del tallo en numerosas ramas; pedúnculos (0.3-)1-30 cm de largo, glabros; involucro anchamente campanulado, filarias externas 5(-7), extendidas o reflejas en la antesis, color verde, lineares a subuladas, lanceoladas o espatuladas, glabriúsculas en sus caras ventrales, $(7.5-)9.5-11.5(-14) \times 1.4-2.9$ mm, filarias internas 8, oblongas a elípticas u obovadas, $10-16.3 \times (3-)5-$ 7 mm, color pardo en la antesis con los márgenes hialinos a amarillos, rara vez con tonos morados, obtusas en el ápice, glabras, páleas similares a las filarias internas pero más pequeñas; receptáculo plano a ligeramente convexo, 7-7.5 mm de diámetro; flores liguladas 8, color blanquecino a rosadas o moradas, estériles aunque a veces con vestigios de gineceo, glabras, láminas elípticas, oblongas u obovadas, agudo-denticuladas, $1.8-3.6 \times 1-2$ cm; flores del disco 25-60, corolas tubulares, 6-9 × 0.7-1 mm, color amarillo o amarillo con lóbulos color púrpura, a veces completamente púrpuras, glabras; anteras de (1.4-)3-4 mm de largo, color pardo; estilo 4.8-6.2 mm de largo, ramas del estilo con la parte proximal ensanchada, agudas en la parte distal, linear-lanceoladas, 2.5-3 × 1 mm, cilioladas en el margen; cipselas lineares o linear-lanceoladas, 5.5-10 × 1.1-2.3 mm, surcadas longitudinalmente, color pardo oscuras a negruzcas, glabriúsculas; vilano ausente.

Distribución y ecología: especie restringida a México, se distribuye entre los 17-24° de latitud norte y 96-103° de longitud oeste (Fig. 1B). De acuerdo con Carrasco-Ortiz (2013) y con base en nuestros resultados, Dahlia merckii habita en matorral xerófilo, bosques abiertos de Pinus, Quercus y Abies, bosque tropical caducifolio, pastizal y vegetación acuática y subacuática. Con frecuencia crece en lugares rocosos y soleados. Se le conocía de Ciudad de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Estado de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz (Carrasco-Ortiz, 2013). Además, nuestros resultados señalan su presencia en los estados de Durango y Zacatecas. De acuerdo con la regionalización de Morrone et al. (2017), Dahlia merckii crece en las provincias biogeográficas Cuenca del Balsas, Desierto Chihuahuense, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Oriental. En Nueva Galicia está presente al sur del estado de Zacatecas en un rango de elevación de 2514-2585 m y habita en bosque de pino-encino y matorral xerófilo, de la Sierra Madre Occidental y el Desierto Chihuahuense. También



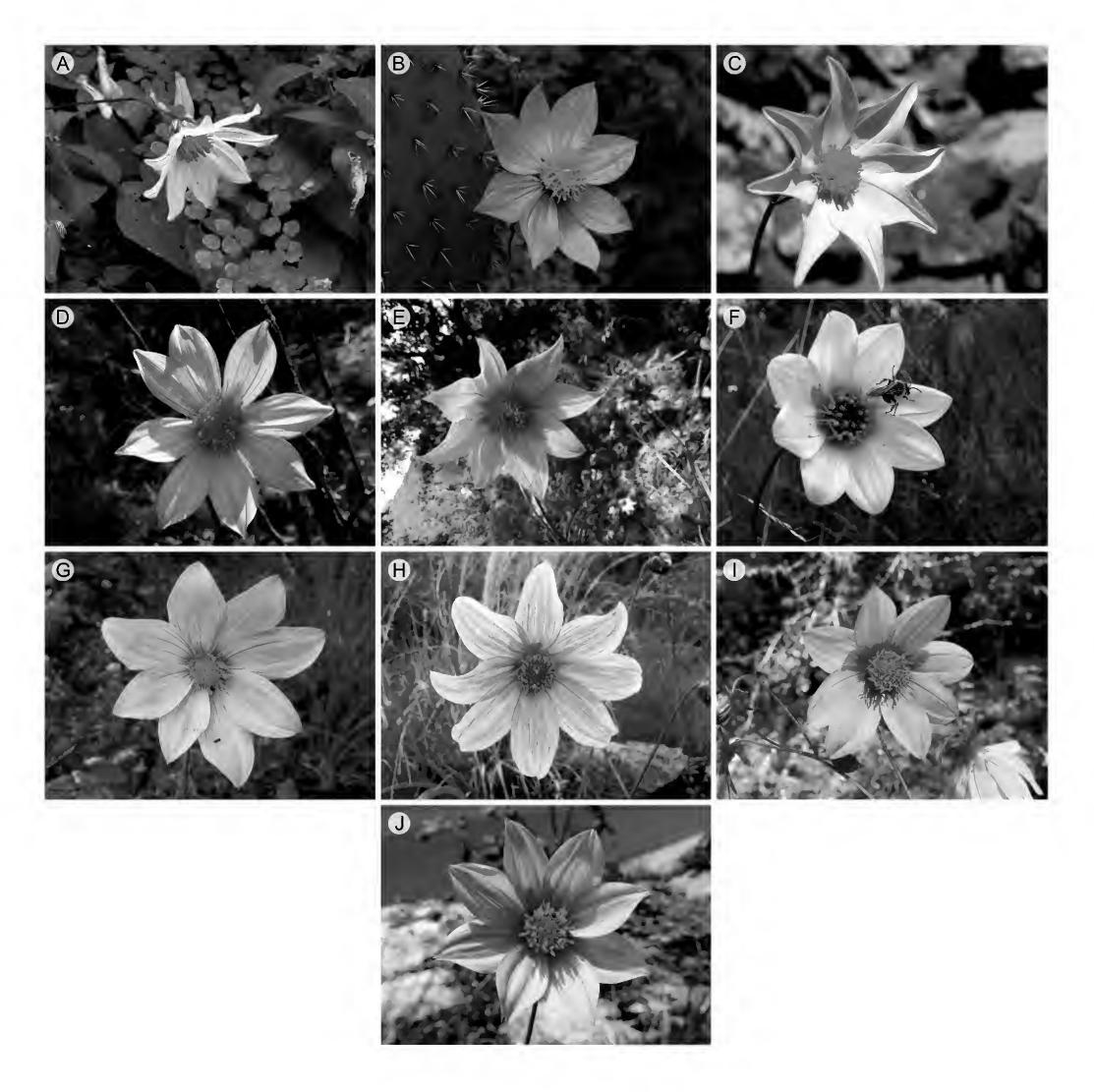


Figura 2: Riqueza del género *Dahlia* Cav. en la Nueva Galicia, México. A. *D. barkerae* Knowles & Westc.; B. *D. coccinea* Cav.; C. *D. merckii* Lehm.; D. *D. pugana* Aarón Rodr. & Art. Castro; E. *D. rupicola* P.D. Sørensen; F. *D. scapigera* (A. Dietr.) Knowles & Westc.; G. *D. sherffii* P.D. Sørensen; H. *D. sorensenii* H.V. Hansen & Hjert.; I. *D. tenuicaulis* P.D. Sørensen; J. *D. wixarika* Art. Castro, Carr.-Ortiz & Aarón Rodr. Fotografías: A, F (A. Rodríguez), B, D, G, H, I (A. Castro-Castro), C (E. Rodríguez-Pérez), E, J (J. G. González-Gallegos).

se le ha colectado al sur de Durango y norte de Zacatecas, en un rango de elevación de 2500-2600 m, en bosque de pino-encino de la Sierra Madre Occidental. Estas últimas poblaciones representan su extremo de distribución noroccidental.

Estado de conservación: Dahlia merckii presenta valores de EOO de 301,490.3 km² y de AOO de 640 km². Con base en estos valores y de acuerdo a los criterios de UICN (2012), D. merckii puede incluirse en la categoría Preocupación Menor (LC) por su EOO y el AOO, ya que no cumple ninguno de los criterios que definen las clases En Peligro Crítico, En Peligro, Vulnerable o Casi Amenazado. En LC se incluyen taxones abundantes y de distribución geográfica amplia. Con base en nuestra experiencia en campo consideramos que no existen amenazas directas a gran escala que reduzcan las poblaciones de D. merckii a futuro. Más aún, hemos podido observar que con frecuencia el aclareo de bosques y la apertura de caminos favorecen el desarrollo de la especie, aunque esta reflexión debe considerarse con mesura, ya que estos fenómenos deberían de evaluarse a largo plazo.

Material examinado: MÉXICO. Ciudad de México, Ajusco, cerca de 26 millas al suroeste de la Ciudad de México a lo largo de la carretera 15 a Toluca, 2895 m, 1.IX.1965, T. E. Melchert et al. 6238 (MEXU); Paraje de Cuauhte, 2700 m, 4. VII. 1976, A. Ventura 1730 (ENCB, IBUG, MEXU); al borde de carretera, 3173 m, 29. VI.1976, W. Wonderly 272 (MEXU, NMC). Milpa Alta, volcán Pelado, ladera este, 3334 m, 23.VIII.1987, A. Mondragón 444 (MEXU); loc. cit., 3334 m, 13. VIII. 1987, A. Mondragón et al. 448 (MEXU); cerro Nepanapa a 200 m de la caseta pelagatos por el camino a Quinta Nepanapa, 3003 m, 15. VII. 2003, J. E. Rivera et al. 3292 (MEXU); Paraje de Zompoli, 1950 m, 17. VII. 1976, A. Ventura 1825 (MEXU); Mirador Santa Ana, 2700 m, 21.IX.1980, A. Ventura 3695 (CIIDIR, ENCB, IBUG, MEXU); volcán Pelado, ladera este, 3296 m, 22.VII.1986, G. Zamudio 1344 (MEXU). Tlalpan, cerca de 1 km al norte del límite entre el Distrito Federal y Morelos, carretera Méx. 95,

cerca del km 44.5, paso de carretera entre dos cerritos, 3047 m, 29.VII.1994, R. Bye et al. 19101 (MEXU); 4 km al este del Ajusco, 2750 m, 23.VI.1967, L. Gutiérrez s.n. (ENCB, IBUG, MEXU); 12 millas al norte de Tlalpan, 24 millas al norte de Cuernavaca, 3048 m, 16. VIII. 1953, W. E. Manning 531050a (MEXU); Pedregal, cerca del Ajusco, 2554 m, 16. VII. 1950, E. Matuda 19168 (MEXU); loc. cit., E. Matuda 19169 (MEXU); volcán Xitle, 2985 m, 17.IX.1950, E. Matuda 19589 (MEXU); Area Natural Protegida: Parque Ecológico de la Ciudad de México, volcán Xitle, en las faldas, al este, 2834 m, 25. VI.2002, E. Mora et al. 220 (MEXU); ejidos de Padierna, 2425 m, 16. VI. 1980, M. A. Panti 106 (MEXU); parte alta del cerro de Santa Catarina, cerca de Santa Ana Astahuacán, 2604 m, 8.VII.1973, J. Rzedowski 30843 (ENCB, IBUG, MEXU); San Miguel Ajusco, 3042 m, 1.IX.1986, J. C. Soto 13044 (MEXU); ladera oriental del Xitle, 2700 m, 17.IX.1987, J. Soto 13117 (MEXU); volcán Xitle, 3600 m, 4.VIII.1985, E. Trejo s.n. (MEXU). Durango, Durango, Predio Las Bayas de la UJED, 95 km al sur de Durango, 2600 m, 14.VII.1990, S. González et al. 4523 (CII-DIR). Estado de México, Amecameca de Juárez, entre el km 76 y 77 de la carretera Amecameca - Popocatépetl, 3254 m, 2.VIII.1958, J. H. Beaman 2040 (MEXU); zona de Temacoco, faldas del Parque Nacional Iztaccíhuatl -Popocatépetl, 2808 m, 4.X.2012, A. Rodríguez et al. 6856 (IBUG); Barranca del Salto de Amecameca, 2475 m, 31.VII.1881, M. Urbina s.n. (MEXU). Atlautla de Victoria, entre el km 8 y 9 de la carretera que va de Amecameca hacia Paso de Cortés en las faldas del volcán Popocatépetl, 2850 m, 5.X.2012, M. A. Carrasco et al. 86 (IBUG); San Pedro Nexapa, sobre la entrada hacia el arroyo Las Palomas entre el km 10 y 11 de la carretera que va de Amecameca hacia Paso de Cortés, en las faldas del Popocatépetl, 3004 m, 5.X.2012, M. A. Carrasco et al. 93 (IBUG). Chalco, cerro de Jocotitlán, 2354 m, 11. VII. 1954, E. Matuda 31003 (MEXU); cerca de la Colonia Agrícola Manuel Ávila Camacho, 2750 m, 11.IX.1966, A. M. Pascoe 239 (ENCB, IBUG); ladera este del cerro La Tijera, 10 km al sureste de Santa Ana, 2800 m, 10.VIII.1969, A. Pineda 831 (CIIDIR, ENCB). Coatepec Harinas, Llano



Grande, 2700 m, 15.VI.1951, E. Matuda 21453 (MEXU); cerca de Río Frío, 2986 m, 28. VII. 1944, A. J. Sharp 44100 (MEXU). Ecatepec de Morelos, a lo largo de la carretera de peaje Cuernavaca - Ciudad de México, cerca del km 20 al norte de Cuernavaca, 2403 m, 23.X.1970, A. J. Cronquist et al. 10830 (MEXU). Huehuetoca, cerros al norte de Huehuetoca, límite con el estado de Hidalgo, 2444 m, 12.VIII.1951, D. B. Gold 21770 (MEXU); Huehuetoca, 2262 m, 6.IX.1953, E. Matuda 29070 (MEXU); cerro Ahumada, cerca del Rancho Nuevo, 4 km al norte de Huehuetoca, 2342 m, 11.VIII.1971, J. Rzedowski 28388 (MEXU). Ixtapaluca, entre el km 40 y 41 de la carretera libre 150 México - Puebla en los bordes del parque nacional Zoquiapan, 3119 m, 7.X.2012, M. A. Carrasco et al. 118 (IBUG); Estación Experimental de Investigación y Enseñanza de Zoquiapan, 8 km al sur de Río Frío, cerro del Espinazo cerca de medio km al oeste de Llano Coleto, 3594 m, 18.VII.1975, S. D. Koch et al. 75342 (MEXU); Estación Experimental de Investigación y Enseñanza de Zoquiapan, 8 km al sur de Río Frío, camino 5, entre km 0 y 1, adelante del entronque con camino 7, 3285 m, 1. IX. 1978, R. Vega 474 (MEXU). Ixtapan de la Sal, carretera México - Puebla 8 km al sureste de Río Frío, orilla de arroyo, 3055 m, 8. VII. 1978, J. García s.n. (MEXU); cercanía de Ixtapan de la Sal, 1800 m, 16. VIII. 1953, E. Matuda et al. 28784 (MEXU). Juchitepec, cerro Dos Cerros, 10 km al sureste de Milpa Alta, 2850 m, 22.VII.1982, F. G. Lorea 2162 (MEXU). La Paz, cerro de La Caldera, 2400 m, 15.VII.1945, D. B. Gold 763 (MEXU). Ocoyoacac, vía férrea al lado norte del pueblo, sobre cerro, cerca de la carretera Panorámica, en escarpamiento a un lado de la vía férrea, 2640 m, 7.VIII.2001, H. Vibrans 7524 (MEXU). Ocuilan, alrededores del poblado de Lagunillas, 5 km al norte de Santa Martha, carretera Tenango -Lagunas de Zempoala, 2799 m, 27.IX.2009, A. Rodríguez et al. 6015 (IBUG); Lagunas de Zempoala, por la carretera México 4, entre Santa Martha y Tres Marías, 2902 m, 27.IX.2009, A. Rodríguez 6017 (IBUG). Texcalyacac, 4 km al nor-noroeste de Texcalyacac, 2653 m, 5.VII.1989, Y. López 23 (MEXU). Texcoco, carretera Texcoco - Apizaco, 17 km al este de Texcoco, 2760 m, 1.VIII.1978, C.

Perino et al. 3410 (CHAPA, IBUG). Tlalmanalco, 3 km al este de San Rafael, 2800 m, 10.VIII.1969, N. Aragón 68 (ENCB, IBUG); Llano Atlihuiyán, 10 km al este de San Rafael, 3204 m, 18.VIII.1982, J. Rzedowski 37870 (MEXU). Tultitlán, Sierra de Guadalupe, al norte de Cuautepec, 2494 m, 30. VII. 1950, D. B. Gold s.n. (MEXU). Guanajuato, Guanajuato, alrededores de la mina San Gregorio, cerca de El Chorro, 2100 m, 29.X.1987, J. Rzedowski 45529 (IBUG, IEB, MEXU). San José Iturbide, 500 m al norte de La Mesa a 3 km de San Diego, cerca de las minas, 2403 m, 6.VIII.2002, J. Gutiérrez et al. 367 (MEXU). San Miguel de Allende, cerro Alcocer, cerca de El Palo Huérfano, 2183 m, A. Mora 798 (IEB). Tierra Blanca, pico rocoso situado al norte de las instalaciones de Televisa, 3329 m, L. S. Calderón et al. 118 (IEB), 126 (IEB), 127 (IEB); ladera este del cerro Zamorano, 2817 m, M. Gómez et al. 646 (IEB). Victoria, aproximadamente 5.5 km al norte de Joya Fría, 2379 m, E. Pérez et al. 3394 (IEB); cerro El Rosario, por Joya Fría, 2454 m, E. Ventura et al. 9696 (IEB). Xichú, cerro El Escobillal, Sierra de Xichú, 1900 m, E. Ventura et al. 9579 (IEB). Hidalgo, Ajacuba, Rincón del Tecojote, al sur del poblado de Ajacuba, vertiente norte de la Sierra del Monte Alto de Temoaya, ejido Ajacuba, 2426 m, 22.VIII.1993, I. Díaz et al. 1318 (MEXU). Epazoyucan, Cerro Grande, 3 km al sur de Epazoyucan, 2700 m, 1.VIII.1971, J. Rzedowski 28329 (CIIDIR, ENCB). Mineral del Chico, Peña del Cuervo, extremo oeste de la Sierra de Pachuca, 2781 m, 3.X.2005, E. R. Chaires 2 (MEXU); Rincón de Las Brujas, 2400 m, 21.IX.1988, L. Zamora et al. 467 (CIIDIR, ENCB). Mineral del Monte, carretera Real del Monte -Mineral del Chico, 2824 m, 16.IX.2011, A. Rodríguez et al. 6457 (IBUG). Omitlán de Juárez, km 17 carretera Méx. 105 entre Pachuca y Huejutla, 2548 m, 16.IX.2011, A. Rodríguez et al. 6453 (IBUG). Pachuca de Soto, 1.5 km al noreste de Pachuca, 2750 m, 15.VI.1975, M. Medina 418 (ENCB, IBUG); entre el km 8 y 9 de la carretera México 105 entre Pachuca y Huejutla, antigua carretera a El Chico, 2279 m, 12.IX.2007, A. Rodríguez et al. 5260 (IBUG); ejido El Cerezo (El Llano), entre el km 7 y 8 de la carretera a El Chico a partir de la carretera México 105,

2930 m, 12.IX.2007, A. Rodríguez et al. 5273 (IBUG). Singuilucan, Cuyamaloya, 3 km al nor-noroeste de Matías Rodríguez, 2559 m, 21.VII.1988, M. Medina 3647 (MEXU). Zimapán, km 4 de la brecha Trancas - Nicolás Flores, 2430 m, 13.IX.2011, A. Rodríguez et al. 6394 (IBUG); entre el km 145 y 146 de la carretera Méx. 85 entre Pachuca y Tamazunchale, 2264 m, 14.IX.2011, A. Rodríguez et al. 6410 (IBUG). Michoacán de Ocampo, Maravatío, cerro El Calvario, San Miguel, 2960 m, H. Diaz et al. 6827 (IEB). Tlalpujahua, cerro Peña Blanca, ejido San Francisco de los Reyes, 2738 m, S. Zamudio et al. 3967 (IEB). Morelos, Cuernavaca, autopista Cuernavaca - México, El Mirador, 2261 m, 25. VIII. 1968, L. M. González 1804 (IBUG); cerca de Cuernavaca, 1803 m, 26.VII.1951, E. Matuda 21476 (MEXU); campos de lava al norte de Cuernavaca, 2403 m, 5.VI.1904, C. G. Pringle 13039 (MEXU); carretera México - Cuernavaca, 3004 m, 10.VII.1971, L. Wolfgang 1839 (MEXU). Huitzilac, volcán Las Palomas, norponiente del estado de Morelos, corredor biológico Ajusco - Chichinautzin, 3193 m, 22. XI.2007, T. Amezcua 6 (MEXU), loc. cit., 2753 m, T. Amezcua 7 (MEXU); sobre la carretera a Lagunas de Zempoala, 2819 m, 25.VII.1975, anónimo 147 (MEXU); carretera Zempoala - Huitzilac entre el km 4 y 11, 2825 m, 28.VII.1987, J. Castañeda 227 (MEXU); autopista México - Cuernavaca km 53, 2510 m, 25.X.1959, J. Espinosa 217 (MEXU); entre el km 2 y 3 al norte de Tepoztlán, sobre la cañada de la zona arqueológica del Tepozteco, 1825 m, 5.X.1986, G. Flores et al. 153 (MEXU); Parque Nacional Lagunas de Zempoala, 3004 m, 13. VIII. 1985, D. López 674 (MEXU); loc. cit., 2820 m, 29. VII. 1949, J. D. Mitchell 33 (MEXU); autopista Cuernavaca - México km 1 al noroeste de La Pera, 2331 m, 6.VIII.1984, M. A. Morales 420 (MEXU); Parque Nacional Lagunas de Zempoala, al noreste de Huitzilac, 2835 m, 31.VII.1988, R. Ramírez et al. 907 (IBUG); alrededores del poblado de Cuajomulco, 2576 m, 28.IX.2009, A. Rodríguez et al. 6022 (IBUG); a 5 km al oeste de Huitzilac, rumbo a las Lagunas de Zempoala, 2843 m, 18. XI.1981, J. L. Villaseñor 149 (MEXU); a 5.5 millas al oeste, camino al Parque Nacional, por la carretera 95,

2844 m, 22.X.1981, M. J. Warnock 2573 (MEXU). Tepoztlán, km 9.25 al oeste de Tres Cumbres (Méx. 95), autopista Cuernavaca - México, El Mirador, 2200 m, 25. VIII. 1968, L. M. Villarreal 1804 (IBUG). Oaxaca, Tepelmeme, Distrito de Coixtlahuaca, 2843 m, 18.VII.1985, P. Tenorio 9323 (MEXU). Puebla, Atlixco, campo experimental de San Juan Tetla, Barranca de Cotzala, 3104 m, 26. VIII. 1965, A. May 922 (MEXU). Cuyoaco, Zona Arqueológica de Cantona, 10 km al noroeste de Tepeyahualco, a 3 km de Tezontepec, camino a Texcal, 2507 m, 2.VIII.2002, A. García et al. 7403 (MEXU). Chalchicomula de Sesma, Ciudad Serdán, 2577 m, 15.VIII.2009, F. Ventura 2119 (MEXU). Guadalupe Victoria, Sierra de Mextaloyan, km 20 de la carretera Perote - Los Humeros, 2800 m, 26. VII. 1986, J. A. Pérez et al. 1172 (IBUG). Puebla, Parque Estatal General Lázaro Cárdenas, 2328 m, 18.VII.1995, M. Martinez 710 (MEXU). San Salvador el Seco, Rincón Quelite, entre Salvador el Seco y Alchichica, 2393 m, 28.VII.1967, R. M. Rosas 476 (MEXU). Tehuacán, 15.7 km al suroeste de San Bartolo Teontepec, 2102 m, 7.IX.2005, O. Téllez et al. 19267 (MEXU). Tlahuapan, Puente del Emperador, La Venta, 2551 m, 25. VIII. 1944, A. J. Sharp 44542 (MEXU). Zacapoaxtla, 5 km al sur de San José del Progreso, 2424 m, 4.VIII.1998, J. L. Contreras 5558 (HUAP, MEXU). Querétaro, Amealco de Bonfil, cerca de San Bartolo, 8 km al este de Amealco, sobre la carretera a Acapulco, 2497 m, 15.VIII.1989, J. Rzedowski et al. 48650 (IBUG, IEB, MEXU, QMEX). Colón, cerro Zamorano, en la parte alta del macizo montañoso a 500 m del puerto del Carmen, en el pico ubicado al suroeste de las instalaciones de Televisa, 3293 m, L. S. Calderón 64 (IEB); pico rocoso situado al este de las instalaciones de Televisa, 3293 m, L. S. Calderón et al. 162 (IEB); cerro Zamorano, camino de Los Trigos a las antenas de Televisa, parte baja, 2677 m, L. S. Calderón et al. 290 (IEB); loc. cit., parte media del cerro, 2904 m, 19.X.1998, L. S. Calderón et al. 315 (IBUG, IEB, QMEX); Puerto del Carmen, 3293 m, E. Pérez et al. 4180 (IEB); parte más alta del cerro Zamorano, 3270 m, 13.VI.1971, J. Rzedowski et al. 426 (ENCB, MEXU); parte alta del cerro Zamorano, 3211 m, 1.IX.1987, J. Rze-



dowski 44413 (MEXU, QMEX, UAT); loc. cit., 3250 m, J. Rzedowski 47888 (IEB). Landa de Matamoros, cerro Piedra de la Cruz, noreste de Pinalito, 2478 m, 7.IX.1990, E. Carranza 2728 (IBUG, IEB, QMEX). Pinal de Amoles, 2 km al norte de El Madroño, cerro La Calentura, 2864 m, 13.IX.1989, E. Carranza 2084 (CIIDIR, IEB, MEXU, QMEX); Puerto Agua Blanca, aproximadamente 15 km al sur de Pinal de Amoles, 2451 m, 5.IX.1985, R. Fernández 3078 (ENCB, MEXU); cerro Boludo, al norte de Puerto de Los Velázquez, por la brecha a San Gaspar, 2858 m, E. Pérez 468 (IEB); loc. cit., 2904 m, 11. VII. 2006, E. Pérez 4687 (IEB, QMEX). Tolimán, alrededores de El Derramadero, 2550 m, 9.IX.1990, J. Rzedowski 50069 (IBUG, IEB, QMEX). San Luis Potosí, San Luis Potosí, Álvarez, 2221 m, 28.IX.1902, E. Palmer 211 (MEXU). San Nicolás Tolentino, carretera 70 al este de San Luis Potosí, oeste de Santa Catarina, 2700 m, 15.VIII.1991, J. A. Soule et al. 2612 (CIIDIR, MEXU). Zaragoza, 21 millas al este de la carretera 57 hacia Río Verde, 2353, 10. IX.1967, T. E. Melchert et al. 67-13 (MEXU); Villa de Zaragoza, poblado de San Francisco de Álvarez, 2278 m, 12.IX.2011, A. Rodríguez et al. 6375 (IBUG). Tlaxcala, Sanctórum de Lázaro Cárdenas, carretera Calpulalpan -Apizaco entre el km 76 y 77 cerca de la desviación Españita y San Miguel Tepalca, 2621 m, 3.X.2012, M. A. Carrasco et al. 80 (IBUG). Veracruz, Acultzingo, Cumbres de Acultzingo, 2176 m, 18.IX.1962, R. Hernández 4 (MEXU); Cumbres de Acultzingo, camino a Puente Colorado, límites de Veracruz y Puebla, 2303, 15.IX.1987, J. L. Martinez et al. 956 (IBUG, MEXU, XAL); brecha Boca del Monte - El Sumidero, la brecha inicia en el km 27.5 de la carretera Tehuacán - Orizaba, 2415 m, 16. IX.2006, A. Rodríguez et al. 5983 (IBUG); Puerto del Aire km 35 carretera Orizaba - Tehuacán, 2750 m, 22. XI.1967, M. Rosas 795 (MEXU). Maltrata, Maltrata, 1730 m, 12.V.1937, E. Matuda 1363 (MEXU, XAL). Perote, al sureste de la Hacienda de San Agustín, 2545 m, 4.XI.1998, G. Castillo 18684 (MEXU); al norte de La Gloria, 2686 m, 18.XI.1998, G. Castillo 18945 (MEXU). Soledad Atzompa, Col. Rancho Nuevo, congregación Atzompan, 2162 m, 8.XI.1985, J. L. Martinez et al. 1069

(MEXU, XAL). Zacatecas, Guadalupe, cerro La Virgen (cerro de las Antenas) al sur de la ciudad, 2585 m, 5. VIII.2015, *E. J. Rodríguez 1466* (CIIDIR). Saín Alto, Sierra de Chapultepec a 2.5 km al suroeste de la carretera Fresnillo - Saín Alto, 2557 m, 7.X.2017, *E. J. Rodríguez 7098* (CIIDIR).

Dahlia rupicola P.D. Sørensen, Rhodora 71: 346. 1969.
TIPO: MÉXICO. Durango, about 11 mi W of El Soldado along route 40, 1828 m, T. E. Melchert et al. 6306 (holotipo: IA!, isotipos: DEK!, TEX!, WIS!).
Figs. 1B, 2E.

Subarbusto, 0.6-1.5 m de alto; sin raíces fasciculado-tuberosas; tallos leñosos y con frecuencia ensanchados en sus bases, 1.5-2(-10) cm de diámetro, glabros y pruinosos; internudos 4-16 cm de largo; pecíolo sólido, $0.6-8.3 \times 0.08-0.5$ cm; hojas ovadas en contorno general, $(9.6-)20-35 \times 4.2-24.6$ cm, bipinnatisectas; estipelas presentes en la base del primer y segundo par de folíolos, $3-12 \times 2-4.8$ cm; folíolos 5-11, $4.6-18 \times 2.7-7$ cm, los tres pares inferiores presentan peciólulos, 0.6-3 cm de largo, linear-atenuados, uninervados, ápice acuminado, obtuso a redondeados en la base, herbáceos, concoloros, color verde pálido, glabriúsculos, margen entero; lóbulos de los folíolos alternos, 1.6-8 × 0.8-3.8 cm, linear-atenuados; cabezuelas 2-5 por planta, 7-9.5 cm de diámetro; pedúnculos 6-11(-22) cm de largo, glabros; involucro crateriforme, filarias externas 5-8, erectas o ascendentes en la antesis, color verde, hialinas, ovado-lanceoladas, glabriúsculas en sus caras ventrales, 9-14 × 4-8.5 mm, filarias internas 8, ovado-lanceoladas, 16-22 × 6-8.5 mm, color amarillo-pardas y con numerosas nervaduras pardorojizas, acuminadas en el ápice, glabras, páleas similares a las filarias internas pero más pequeñas; receptáculo plano o convexo, 8.7-10.5 mm de diámetro; flores liguladas 8, color lila y amarillo-maculadas en sus bases, estériles pero con vestigios de gineceo, glabriúsculas, láminas ovadas, agudas-denticuladas, 2.2-4 × 0.7-2 cm; flores del disco 85-109, corolas tubulares, 6.8-12.4 × 1-2 mm, color amarillo, glabras; anteras 1.9-3.8 mm de largo, color

amarillo-anaranjadas; estilo 7.2-9.4 mm de largo, ramas del estilo con la parte proximal ensanchada, agudas en su parte distal, linear-lanceoladas, $3.6-4.6 \times 0.8-1.1$ mm, cilioladas en el margen; cipselas oblongo-rectangulares, $(8.8-)10-12 \times 1.5-2$ mm, surcadas longitudinalmente, color pardo oscuras a negruzcas, pubescentes, tuberculadas; vilano ausente.

Distribución y ecología: Dahlia rupicola se conocía solo de su localidad tipo y sus alrededores, en los declives hacia el Pacífico de la porción central de la Sierra Madre Occidental (SMO) en Durango (Sørensen, 1969; Carrasco-Ortiz, 2013). Aquí damos a conocer una población disyunta encontrada a 360 km en línea recta de la localidad tipo en el extremo sur de la SMO en Zacatecas (Fig. 1B). Los registros amplían el rango de distribución de la especie entre los 21-23° de latitud y 103-105° de longitud. Dahlia rupicola se desarrolla en un rango de elevación de 1828-2682 m. Llama la atención la plasticidad de sus requerimientos ambientales, puesto que se conocía que habitaba en bosque de pino-encino, pero la población encontrada en Zacatecas se desarrolla en bosque tropical caducifolio. En ambas localidades, las plantas crecen en grandes acantilados sobre suelos rocosos.

Estado de conservación: *Dahlia rupicola* presenta valores de EOO de 2153.794 km² y de AOO de 24 km². Con base en estos valores y siguiendo los criterios de UICN (2012), *D. rupicola* puede considerarse como una especie En Peligro (EN, criterios B1a, B2a y B2c(ii)).

Material examinado: MÉXICO. Durango, Espinazo del Diablo, km 165 de la carretera Méx. 40 Durango a Mazatlán, 2470 m, 24.X.2017, *A. Castro et al. 4366* (CII-DIR, IBUG, MEXU); El Salto, cerca de 15 millas al este de El Palmito, 16 millas al oeste de la ciudad sobre la carretera 40, 1829 m, 5.IX.1966, *T. E. Melchert et al. 6312* (DEK, F); Espinazo del Diablo, km 164 de la carretera Méx. 40 entre Durango y Mazatlán, 18 km al Oeste de La Ciudad, 1 km al oeste de Los Bancos, 2682 m, 6.IX.2010, *A. Rodríguez et al. 6133* (IBUG). San Dimas, La Fraguita,

1 km al oeste de la población y 1 km antes de La Mesa Verde, 2328 m, 15.X.2016, *J. G. González et al. 2191* (CHAP, CIIDIR, IBUG). Zacatecas, García de la Cadena, El Abra, camino de descenso al rancho El Zapote desde el pueblo de García de la Cadena, 1855 m, 25.VIII.2014, *A. Castro et al. 3838* (CIIDIR, IBUG, MEXU); loc. cit., 14.VIII.2017, *A. Castro et al. 4294* (CIIDIR).

Discusión

Villaseñor (2016) reportó a Dahlia merckii para Ciudad de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas. Sin embargo, consideramos que algunos de estos reportes se deben a información desactualizada. Por ejemplo, las poblaciones registradas para la porción norte de la Sierra Madre Oriental en los estados de Nuevo León y Tamaulipas fueron reconocidas como una especie distinta, D. tubulata P.D. Sørensen (Sørensen, 1980). En otro caso, un trabajo actualizado sobre las asteráceas en el estado de Jalisco no reporta a D. merckii (Harker, 2017). El trabajo de Villaseñor (2016) es una contribución invaluable para el conocimiento de la fitodiversidad y punto de partida para nuevos enfoques en la investigación botánica mexicana. Sin embargo, la ausencia de una lista de ejemplares analizados o la imposibilidad de acceso libre a los datos de respaldo no nos ha permitido comprobar sus resultados. De este modo, consideramos que las novedades aquí mostradas tienen un buen sustento como primer reporte de la especie para la región de la Nueva Galicia.

Ninguna especie de *Dahlia* está registrada en la Lista Roja de la UICN (2017). Sin embargo, en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010) se encuentran *D. scapigera* y *D. tenuicaulis*, ambas bajo la categoría Protección Especial (Pr) (SEMARNAT, 2010). Las especies registradas en este informe, *D. merckii* y *D. rupicola*, podrían ser incluidas en la Norma Oficial Mexicana. Por otro lado, y considerando los resultados del análisis biogeográfico de Carrasco-Ortiz (2013), recomendamos que 14 especies de *Dahlia* que tienen una dis-



tribución geográfica limitada y no se encuentran en áreas naturales protegidas, sean incluidas en las normas mexicanas. *Dahlia* es un grupo casi exclusivo de México y un recurso importante en la horticultura ornamental (INEGI, 1998), por estas razones recomendamos la realización de un estudio para evaluar su estado de conservación y la propuesta de categorías de protección a nivel nacional e internacional. Por último, la ampliación de las distribuciones de *D. merckii* y *D. rupicola* también extienden la amplitud adaptativa de ambas a condiciones ecológicas diferentes a las conocidas, y señala la necesidad de continuar e impulsar el trabajo de exploración botánica en México.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

ACC, PCR y RGMF diseñaron la investigación. ACC, CJRD, JGGG y PCR llevaron a cabo el trabajo de campo y las recolectas. ACC identificó el material. ACC y RGMF escribieron el texto. Todos los autores corroboraron las identificaciones, contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Estudio apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través del Programa Cátedras CONACyT.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al personal asociado de las colecciones botánicas consultadas, a dos revisores anónimos y a los miembros del comité editorial por los valiosos comentarios a las versiones iniciales del manuscrito. Gracias a Aarón Rodríguez Contreras y Emmetth Rodríguez Pérez por facilitarnos el uso de sus fotografías e información de sus recolectas botánicas.

LITERATURA CITADA

Bachman, S., J. Moat, A. W. Hill, J. de la Torre y B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessments tool. ZooKeys 150: 117-126. DOI: https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109

- Carrasco-Ortiz, M. A. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Dahlia* Cav. (Asteraceae) en México. Tesis de licenciatura. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 76 pp.
- Castro-Castro A., A. Rodríguez, G. Vargas-Amado y M. Harker. 2012. Diversidad del género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsideae) en Jalisco, México y descripción de una especie nueva. Revista Mexicana de Biodiversidad 83: 347-358. DOI: https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.2.941
- Castro-Castro A., O. Zuno-Delgadillo, M. A. Carrasco-Ortiz, M. Harker y A. Rodríguez. 2015. Novedades en el género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsideae) en Nueva Galicia, México. Botanical Sciences 93(1): 41-51. DOI: https://doi.org/10.17129/botsci.239
- ESRI. 2002. ArcView 3.3. Environmental Systems Research Institute, Inc. Redlans, USA.
- Harker, M. 2017. Las compuestas (familia Asteraceae o Compositae). In: Cruz, A. A., A. Ordorica, J. Valero y
 E. D. Melgarejo (coords.). La biodiversidad en Jalisco.
 Estudio de Estado. Volumen II. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Territorial (SEMADET). Cd. Mx., México. Pp. 143-149.
- INEGI. 1998. La horticultura ornamental en México. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Aguascalientes, México. 81 pp.
- JSTOR. 2017. JSTOR Global Plants. http://plants.jstor.org/ (consultado noviembre de 2017).
- McVaugh, R. 1984. Compositae. In: Anderson, W. (ed.). FloraNovo-Galiciana. A Descriptive Account of the VascularPlants of Western Mexico. Vol. 12. The University ofMichigan Press. Ann Arbor, USA. 1157 pp.
- Moreno, N. P. 1984. Glosario botánico ilustrado. Compañía Editorial Continental S.A. de C.V. Cd. Mx., México. 300 pp.
- Morrone, J. J., T. Escalante y G. Rodríguez-Tapia. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. Zootaxa 4277(2): 277-279. DOI: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8

- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La Vegetación de la Nueva Galicia. Contributions from the University of Michigan Herbarium 9: 1-123.
- Rzedowski J. y G. Calderón de Rzedowski. 2008. Compositae Tribu Heliantheae I (géneros *Acmella Jefea*). Flora del Bajío y de regiones adyacentes 157: 1-344.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. http://dof.gob.mx/nota_detalle.php? codigo=5173091&fecha=30/12/2010
- Sørensen, P. D. 1969. Revision of the genus *Dahlia* (Coreopsideae, Heliantheae-Coreopsidinae). Rhodora 71: 309-365, 367-416.
- Sørensen, P. D. 1980. New taxa in the genus *Dahlia* (Asteraceae, Heliantheae-Coreopsidinae). Rhodora 82: 353-360.

- Thiers, B. 2017. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's, Virtual Herbarium. http://sweetgum.nybg.org/ih/ (consultado noviembre de 2017).
- UICN. 2012. Categorías y criterios de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza Versión 3.1. 2a. ed. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. vi + 34 pp.
- UICN. 2017. The IUCN Red List of Threatened Species, versión 2017-2. http://www.iucnredlist.org (consultado noviembre de 2017).
- Villaseñor, J. L. 1991. Las Heliantheae endémicas a México: una guía hacia la conservación. Acta Botanica Mexicana 15: 29-46. DOI: https://doi.org/10.21829/abm15.1991.619
- Villaseñor, J. L. 1993. La familia Asteraceae en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 44: 117-124.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 87: 559-902. DOI: https://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017

Planktonic algal blooms from 2000 to 2015 in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico

Florecimientos de microalgas planctónicas de 2000 al 2015 en la Bahía de Acapulco, Guerrero, México

María Esther Meave del Castillo^{1,2} , María Eugenia Zamudio-Resendiz¹

- I Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Departamento de Hidrobiología, Laboratorio de Fitoplancton Marino y Salobre, Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340 Cd. Mx., México.
- 2 Author for correspondence: mem@xanum.uam.mx

Received: November 21, 2017. Reviewed: January 10, 2018. Accepted: April 6, 2018. Online first: August 2, 2018. Published: October 3, 2018.

To cite as:

Meave del Castillo, M. E. y M. E. Zamudio-Resendiz. 2018. Planktonic algal blooms from 2000 to 2015 in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico. Acta Botanica Mexicana 125: 61-93. DOI: 10.21829/abm125.2018.1316

DOI:

10.21829/abm125.2018.1316

ABSTRACT:

Background and Aims: Harmful algal blooms (HABs) affect the marine ecosystem in multiple ways. The objective was to document the species that produced blooms in Acapulco Bay over a 15-year period (2000-2015) and analyze the presence of these events with El Niño-Southern Oscillation (ENSO).

Methods: Thirty-five collections, made during the years 2000, 2002-2004, 2006-2011, 2013-2015, were undertaken with phytoplankton nets and Van Dorn bottle, yielding 526 samples, of which 423 were quantified using the Utermöhl method. The relationship of HAB with ENSO was made with standardized values of Multivariate ENSO Index (MEI) and the significance was evaluated with the method quadrant sums of Olmstead-Tukey.

Key results: Using data of cell density and high relative abundance (>60%), 53 blooms were recorded, most of them occurring during the rainy season (June-October) and dry-cold season (November-March), plus 37 blooms reported by other authors. These 90 blooms were composed of 40 taxa: 21 diatoms and 19 dinoflagellates, the former mostly innocuous. Sixty-seven blooms had species reported as noxious, of which 11 species commonly produce toxic HAB. Toxic taxa are *Pseudo-nitzschia* spp. (four taxa), and seven dinoflagellates.

Conclusions: Abundance analyses of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* and *Gymnodinium catenatum* against values of MEI showed a clear tendency to produce HAB in La Niña conditions. Both taxa, producers of saxitoxins, cause paralytic shellfish poisoning (PSP) and coexist in Acapulco; therefore, they present a risk to human health. Another noxious 52 taxa found in Acapulco were currently considered potential HABs, because they have been recorded at low densities. Given the sharp differences in density values of bloom-forming species found in this work compared to those reported by other authors on similar dates, it is important to perform calibration tests to rule out possible errors in cell counts.

Key words: cell density, ENSO, HAB, harmful phytoplankton, *Pyrodinium bahamense*, relative abundance.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Los florecimientos algales nocivos (FAN) afectan al ecosistema marino de varias maneras. El objetivo fue reconocer las especies productoras de dichos florecimientos en la Bahía de Acapulco, durante un periodo de 15 años (2000-2015) y relacionar su presencia con el fenómeno El Niño-Oscilación del Sur (ENSO).

Métodos: Analizamos 526 muestras de 35 colectas efectuadas durante los años 2000, 2002-2004, 2006-2011 y 2013-2015, realizadas con red y botella Van Dorn; éstas últimas (423) cuantificadas con el método de Utermöhl. La relación de FAN con ENSO se hizo con valores estandarizados del Índice Multivariado ENSO (MEI), y las significancia evaluada con el método de Asociación de Cuadrantes de Olmstead-Tukey.

Resultados clave: Con base en la densidad celular y abundancia relativa alta (>60%) se reconocieron 53 florecimientos, la mayoría durante la época de lluvias (junio-octubre) y secas-fría (noviembre-marzo), más otros 37 eventos reportados por distintos autores. Estos 90 eventos estuvieron conformados por 40 taxa (21 diatomeas y 19 dinoflagelados); los de diatomeas, en su mayoría, inocuos. Sesenta y siete florecimientos estuvieron conformados por especies reportadas como dañinas, de las cuales 11 comúnmente producen FAN tóxicos. Los taxa tóxicos fueron *Pseudo-nitzschia* spp. (cuatro taxa) y siete dinoflagelados.

Conclusiones: Los análisis de abundancia de *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* y *Gymnodinium catenatum*, en relación con los valores MEI, mostraron una clara tendencia a producir FAN en condiciones La Niña. Ambos taxa, productores de saxitoxinas y causantes de envenenamiento paralítico por moluscos, incluso llegan a coexistir en Acapulco, representando un riesgo para la salud humana. Otros 52 taxa dañinos por encontrarse en bajas densidades, se consideraron por el momento potenciales formadores de FAN. Dadas las agudas diferencias encontradas en valores de densidad de especies formadoras de florecimientos respecto a las reportadas por otros autores en fechas similares, es importante realizar pruebas de calibración para descartar posibles errores en conteos celulares.

Palabras clave: abundancia relativa, densidad celular, ENSO, FAN, fitoplancton nocivo, *Pyrodinium bahamense*.

Introduction

Algal blooms are exponential growths of microalgae populations that occur spontaneously in aquatic environments. Generally, such blooms are harmful for several reasons, due to the presence of chemical (toxin production, see Table 1, reactive oxygen species, and anoxia), physical (decreased transparency, obstruction, or lacerations of fish gills) (Smayda, 1997), or biological agents (allelopathy, reduction of grazing pressure, and competition) (Kudela and Glober, 2012; Tang and Glober, 2012). Approximately 200 species of planktonic microalgae can produce toxins (Landsberg, 2002), and since they are primary producers in the food webs, their toxins can intoxicate or kill other organisms when consumed; humans may be affected if they consume contaminated fish or shellfish species (Hallegraeff, 2010). Other effects are due to the fact that when algae form blooms, they die quickly and bacterial decomposition of such biomass causes anoxia, which affects and kills aquatic animals at different trophic levels (Anderson, 2007). Additionally, other microalgae that produce blooms are harmful to fish because they have thick and sharp structures (spines, setae, horns) that damage or block gills or cause an irritation that produces thick mucus that suffocates fish (Corrales and Maclean, 1995).

It is important to distinguish between bloom and harmful algal bloom (HAB), because even though a species might be classified as toxic or harmful, toxins are sometimes synthesized under certain environmental circumstances only (Trainer et al., 2012), or with the help of symbiotic bacteria (Azanza et al., 2006). In addition, because toxins do not affect the same type of organisms, classification of the harmfulness of a bloom also depends on the presence of a sensitive organism or a vector that passes the toxins to humans. Hence, the effect of noxiousness often occurs when the presence of a toxic or noxious algal strain in high density is combined with the organisms it affects. Formally, blooms are considered HABs only when they have a negative effect on the environment or when they pose a risk to human health (Hallegraeff, 2010). However, cell density alone can often be a good estimator for detecting HABs. Tesfay (2011) obtained a significant positive correlation between the cellular density of *Prorocentrum lima* (Ehrenb.) F. Stein and the production of its toxins; while Savela et al. (2016), studying *Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) Balech & Tangen, and its gene STXA4 involved in the production of saxitoxins, found that cell density was highly related to the number of copies of the gene in a natural bloom, and therefore the cell density predicted HAB toxicity very accurately.

Acapulco Bay, an important maritime cargo port located in the southern portion of the Mexican Pacific, is a major tourist destination in the country, with approximately nine million tourists per year (Ramírez-Sáiz, 1987). In this locality high densities of phytoplankton algae have been recorded in the water column at certain times. These blooms are generally composed of one or a few species (monospecific bloom), which can even cause changes in the water color, known as red tides (Meave del Castillo and Zamudio-Resendiz, 2014; Pérez-Cruz et al., 2014). Since most of the toxic algae that form HABs affect humans, it is important to record the species and seasons in which they produce HABs in Acapulco, in order to understand the risk that they pose to marine fauna or public health.

The objective of this study was to document the species which formed blooms in Acapulco between 2000 (when the authors began their studies in that location) and 2015, based on cell density and high relative abundance. The methodology consisted of recording dates and locations where such events occurred, maximum values of cell density, and whether such species have been reported as harmful or toxic elsewhere, in order to register blooms that could actually be classified as HABs, as well as observing the existence of these events with ENSO.

MATERIAL AND METHODS

Study area

Acapulco Bay is located on the coast of the state of Guerrero in the Mexican tropical Pacific (99°50'52"-99°56'00"W, 16°47'00"-16°51'40"N) and its shape is semicircular ($10 \times 7 \text{ km}$) (Fig. 1). Being surrounded by



Table 1: Cell density criteria for considering a Harmful Algae Bloom (HAB) of toxic or harmful phytoplankton species, including the type of poisoning and damage they produce to other organisms. **Phaeocystis antartica* G. Karst., *P. globosa* Scherff. and *P. pouchetii* (Har.) Lagerh. ** In *Alexandrium* spp. and *Karenia* spp. the abundance of 5 x10³cells L⁻¹ can render oysters toxic and, therefore, a risk to human health. However, a bloom for these species is considered when their abundances exceed 20-50 ×10³cells L⁻¹ (Steidinger pers. comm.).

Taxa	Cell density	Toxin and effects
Bacillariophyta		
Cerataulina pelagica (Cleve) Hendey	750×10^3 cells L ⁻¹ (Lorrain et al., 2000)	Harmful (non toxic) Effect on shellfish growth
Chaetoceros spp.	10×10^3 cells L ⁻¹ (Sunesen et al., 2009)	Harmful (non toxic)
Cylindrotheca closterium (Ehrenb.) Reimann &	>10 × 10 ³ cells L ⁻¹ (Merino-Virgilio et al.,	Cause fish suffocation Harmful (non toxic)
J.C.Lewin Hemiaulus hauckii Grunow ex Van Heurck	2014) >11 \times 10 ³ cells L ⁻¹ (Villarreal et al., 2012)	Cause fish suffocation Innocuous
Pseudo-nitszchia spp.	1×10^3 -1 \times 0 ⁴ cells L ⁻¹ (Bates et al., 1998, Lefebvre et al., 2002)	Increase primary productivity Domoic acid (DA) Amnesic shellfish poisoning
Dinophyta		
Gymnodinium catenatum Graham, Pyrodinium bahamense Plate, Alexandrium spp. Margalefidinium polykrikoides (Margalef) F. Gómez, Richlen & D.M. Anderson (= Cochlodinium polykrikoides Margalef)	>5 \times 10 ³ cells L ⁻¹ (Negri and Inza, 1998)** 0.5 \times 10 ⁶ cells L ⁻¹ fish stress 300 \times 10 ³ -0,5x10 ⁶ cells L ⁻¹ (precaution or warning) (Whyte et al., 2001)	Saxitoxins (STX, GTX, dcGTX, doGTX) Paralytic shellfish poisoning Reactive oxygen species (ROS) Neurotoxic, hemolytic, hemagglutivative, damage to fish gills
Dinophysis caudata Kent	>1.8 × 10 ² - 1x10 ³ cells L ⁻¹ (Reguera, 2002; Reguera et al., 2014)	Okadaic acid (OA) Diarrheal shellfish poisoning
Karenia spp.	> 5×10^3 cells L ⁻¹ (Reguera, 2002; Reich et al., 2015) **	Brevetoxins (PbTx) Ictiotoxic, neurotoxic
Levanderina fissa (Lavander) O. Moestrup, Hakanen, G. Hansen, Daugbjerg & Ellegaard (=Gyrodinium instriatum Freud. & Lee)	1×10^{5} -1 × 10 ⁶ cells L ⁻¹ (Zhu et al., 2004) >13 × 10 ⁶ cells L ⁻¹ (Jiménez, 1993)	Innocuous Anoxia and shrimp mortality, increase primary productivity
Lingulodinium polyedra (F. Stein) J.D. Dodge	$>1 \times 10^{3}$ cells L ⁻¹ (Paz et al., 2008)	Yessotoxins (YTX)
Noctiluca scintillans (Macartney) Kof. & Swezy	500×10^3 cells L ⁻¹ (La Barbera-Sánchez, 1991) 5.6×10^3 cells L ⁻¹ (Adnan, 1989)	Liver damage Innocuous Cause mortality in mussels (<i>Perna perna</i> (Linné, 1758), demersal fishes and benthic
Prorocentrum micans Ehrenb.	1×10^6 -1 $\times 10^7$ cells L ⁻¹ (Matthews and Pitcherd, 1996)	organisms Harmful Cause anoxia in HAB along with <i>Tripos furca</i>
Scrippsiella acuminata (Ehrenb.) Kretschmann, Elbr., Zinssm., Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling (= S. trochoidea (F.Stein) A.R. Loebl.)	1 × 10 ⁴ cells L ⁻¹ (Tang and Glober, 2012) Brown discoloration (Whitelegge, 1891)	Harmful Causes mortality in bivalve larvae (Cassostrea virginica (Gmelin, 1791) and Mercenaria mercenaria (Linné, 1758)) by clogging feeding apparatuses with lipids and extracellular polysaccharides. Causative of anoxia that produced mass mortality of fish and invertebrates

Table 1: Continuation.

Taxa	Cell density	Toxin and effects
Tripos balechii (Meave, Okolodkov &	6×10^3 -7.3 \times 10 ⁶ cells L ⁻¹ (Pitcherd and	Harmful
Zamudio) F. Gómez	Probyn, 2011)	Cause mass mortality of rocklobster <i>Jasus lalandii</i> (H. Edwards, 1837)
Tripos furca (Ehrenb.) F. Gómez	1×10^7 cells L ⁻¹ (Matthews and Pitcherd, 1996;	Harmful
	Orellana-Cepeda et al., 2004)	Increase Ammonium (1 mg L ⁻¹) and caused mass mortality in the tuna pens, fishes, lobsters, sea urchins, bivalves and limpets
Phaeocystis spp.*	1×10^6 cells L ⁻¹ (Schoemann et al., 2005)	Producer toxic foam
		Affect fishing and tourism
Other taxa without density values or collected and evaluated with net samples	Relative abundance >60% (Present study)	Harmful due to the presence of sharp or pointed structures
		Damage fish gills or causes anoxia

mountains, the bay resembles an amphitheater and has a depth that varies from 10 to 45 m near the mouth; the sediments are composed of thick sands that are thinner towards the mouth (Bolongaro, 2014). The climate is tropical rainy, with rains during the summer (Aw), temperatures higher than 18 °C throughout the year, and average rainfall greater than 100 mm (=165.4 mm) between June to October, and values close to 4 mm (=4.16 mm) between November to May (Mayo-Vera, 2004). Based on recorded data of temperature, water salinity, and precipitation, three different seasons occur in this portion of the Mexican Pacific: a rainy season (June to October), a drycold season (November to March) and a dry-warm season (April to May) (Zamudio-Resendiz et al., 2014).

Characteristics of the phytoplankton community of Acapulco

This small bay has a megadiverse phytoplankton flora (Meave-del Castillo et al., 2012). To date, 730 taxa have been recorded, including species, varieties, and forms (Meave-del Castillo et al., 2012; Rojas-Herrera et al., 2012a, b; González-Rivas, 2014; Zamudio-Resendiz et al., 2014; Pinzón-Palma, 2015), mainly of dinoflagellates and diatoms, the most studied groups in Acapulco. In addition to having a rich composition, the phytoplankton community of Acapulco is also diverse, as the calcu-

lated H' values reach up to 4 (Zamudio-Resendiz, pers. comm.). This rich and diverse flora can be explained by the oligo-mesotrophic-trophic state prevailing in the bay (Varona-Cordero et al., 2013). Given the geomorphological characteristics of Acapulco, during the rainy season it receives runoffs enriched with solid and dissolved organic matter (4086.58 m³/year, Sampedro-Rosas et al., 2014). Yet this mesotrophic environment is partly preserved due to deep ocean currents, which enter and circulate within it with a cleansing effect (Dionni and Romo, 1984). Additionally, Meave-del Castillo et al. (2012) recorded that the phytoplankton community has a variety of nutrition types, 34% being heterotrophic or mixotrophic organisms, and several of them osmotrophs, consuming organic matter, which certainly helps depuration of the bay. Sometimes, algal communities of Acapulco are exposed to high concentrations of nutrients; in the rainy season phosphates rise considerably (Meave-del Castillo et al., 2012). The increase in nutrient concentration comes from the entry of contaminated water from multiple temporary streams (Fig. 1), loaded with sewage and garbage that descend from the mountains and drain into the bay (Sampedro-Rosas et al., 2014). In this respect, the phytoplankton flora of Acapulco has shown to be quite resilient; hence, in spite of the contamination and decrease of salinity in the surface layer of the column water to which



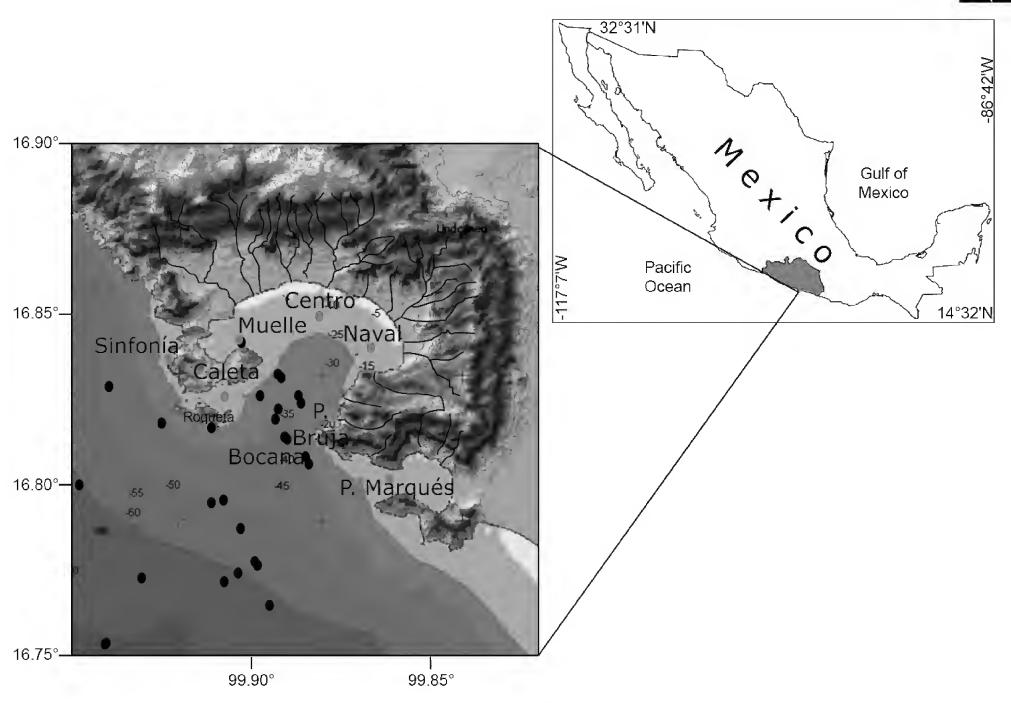


Figure 1: Location of Acapulco Bay, Guerrero, Mexico, with collection sites, showing the topography surrounding the bay and bathymetry of the coastal zone. Black points correspond to collection sites from 2000 to 2008, red points to collection sites from 2009 to 2015.

the bay is exposed during the rains (that apparently affect the phytoplankton, because in August and September the community decreases), the community recovers shortly thereafter, in approximately two months (Meave del Castillo and Zamudio-Resendiz, 2013).

Collection, identification, and evaluation of algal density

A total of 526 samples were obtained in 35 collections at several locations from May 2000 to November 2015 (Fig. 1). Four hundred twenty-three samples were collected with Van Dorn bottle at different depths (1, 3, 5, 10, 30, and 50 m) and fixed *in situ* with Lugol's iodine solution, while 103 were collected with a 54 μ m mesh phytoplankton net, and fixed with formaldehyde at a fi-

nal concentration of 4% (Table 2). In 2010, an intensive sampling was carried out, involving monthly collections with net and bottle in eight locations, four inside the bay and another four in the surrounding coastal area indicated in red in figure 1. The collection dates were classified in one of Acapulco's three climate seasons: dry-warm, dry-cold, and rainy (Table 2). The highest number of collections was made in the dry-cold season (15), and the lowest during the dry-warm season (6). Simultaneously with the collections, physical-chemical parameters (temperature, salinity, pH, and dissolved oxygen) were measured with multiparameter water quality instruments (YSI-556MPS, YSI-550A, Yellow Springs, USA; Thermo-OrionStarTM, Thermo Fisher Scientific Inc., Yellow Springs, USA). Water collected with a Van Dorn bottle was filtered *in situ*

with a Millipore filtration system (Merck KGaA, Darmstadt, Alemania) and Whatman GF/F filters and frozen immediately, to be evaluated later in the laboratory. We measured concentrations of phosphate, silicate, ammonium, nitrites, and nitrates. The techniques for evaluating the nutrients are described in Meave-del Castillo et al. (2012). Atmospheric temperature and precipitation values were obtained from the meteorological station No. 768050 of the National Meteorological System (NMS).

For the identification of the taxa, the samples were observed with an optical microscope (Leica DMLB, Wetzlar, Germany), with bright field, phase contrast, epifluorescence, and integrated digital camera. In some cases, the

morphology of the organisms was studied with the SEM (JEOL JSM-5900LV, Tokyo, Japan). For this purpose, samples were first fixed in the field with 2.5% glutaral-dehyde and subsequently subjected to a second fixation in the laboratory with osmium tetroxide. For sensitive organisms this method was followed to critical point drying (Boltovskoy, 1995). The species were identified from morphological and morphometric characters indicated in the specialized taxonomic literature. The cell density was evaluated with the Utermöhl method (Edler and Elbrächter, 2010), using chambers with 50 ml columns, and an inverted microscope (Motic AE31, Carlsbad, Canada). Relative abundance was estimated in both net and bottle

Table 2: Phytoplankton samples collected in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico, from 2000 to 2015, and asterisk (*) indicates the dates on which a bloom was found.

	Dry-warm Season	Net	Bottle	Rainy Season	Net	Bottle	Dry-cold Season	Net	Bottle
	05/2000	8	_	06/2000*	5	-	11/2002	12	_
	05/2003	5	-	09/2000	5	-	12/2002*	5	-
	05/2008	-	10	10/2000*	5	-	11/2003	3	-
	05/2010	10	41	06/2003*	2	-	11/2006	4	-
	05/2011	-	1	06/2004	6	-	03/2007	2	-
	08/2013	-	1	06/2007*	5	-	11/2007	-	1
				07/2008*	-	27	02/2008	7	-
				09/2008	-	11	02/2009	1	_
				10/2009*	9	37	03/2010*	-	38
				06/2010*	8	-	11/2010*	-	38
				07/2010*	1	80	01/2011*	-	41
				09/2010*	-	40	03/2013*	-	8
				08/2010	-	5	11/2013	_	10
				08/2011	-	1	03/2014*	_	30
							11/2015*	_	3
Total collection % Season	6 17.2%			14 40%			15 42.8%		
Total samples/seaso	n	23	53		46	201		34	169
% samples/seasons		22%	12.5%		45%	47.5%		33%	40%
Total net samples									103
Total Van Dorn bott	le samples								423



samples by counting all the species under the microscope, or until reaching 400 cells and converting the absolute data into percentages.

Criteria for considering bloom

We used the parameter of cellular densities of the taxa recorded as HAB in the literature as a criterion for considering a bloom (Table 1). Since our intention was also to evaluate the risk to human health of these events, we obtained information from the literature regarding whether the species had or had not been reported as a harmful or toxic species in Mexico or anywhere else in the world and, in the case of toxic substances, the type of poisoning they produce (Table 1). To complement this information, we undertook a search in the literature for reports of microalgae blooms in Acapulco during the study period.

Relation of HAB to global climatic conditions

To observe whether there was a relation between global climatic factors (ENSO) and HABs, we located the dates of blooms in Acapulco in a temperature anomalies graph constructed with the standardized values of Multivariate ENSO Index (MEI) with 324 data points from 1989 to 2015 (Klause, 2016), obtained from the U.S. Department of National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). In the case of *Gymnodinium catenatum* Graham and *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Böhm) Steid., Tester & F.J.R. Taylor, the maximum abundances in each of the recorded HABs were plotted to visualize the relationship of the MEI not only with the presence of the HAB, but also with the maximum values of abundance reached by the species.

The lack of *Gymnodinium catenatum* and *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* abundance data for dates when they do not produce bloom in Acapulco prevented using statistical tests to evaluate the significance of the relationship of the HAB with the standardized MEI values. Therefore, to evaluate the significance of the relationship, the nonparametric Olmstead-Tukey Corner Test of Association was used (Olmstead and Tukey, 1947; Steel and Torrie, 1980), evaluating the absolute value of quadrant

sum obtained from the plot done. The method considered that "the extreme values are often the best indicators of an association between variables and this test gives them special weight" (Steel and Torrie, 1980) and the accuracy of the level of significance is independent of sample size (Olmstead and Tukey, 1947).

When the HAB lasted a long time, the maximum value of abundance was located in the middle of the event. In the case of *Gymnodinium catenatum*, a matrix was constructed with 16 values obtained from other authors and bi-monthly values obtained by us from March 2010 to January 2011. For *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* the matrix had data for only eight abundances because this species sporadically occurred in the bay.

RESULTS

According to the criteria used, we recorded 53 blooms and 37 microalgal outbreaks registered by other authors in the same period were added to the list, resulting in a total of 90 microalgal blooms in Acapulco during our study period (2000-2015). Hence, we registered 88.6% of the diatom blooms and 40% of the dinoflagellates ones, meaning that 58.8% of the collections performed in Acapulco during this study had at least one sample with a bloom (Tables 3, 4).

Most (18) of the diatom blooms (51.4%) occurred during the rainy season, followed by the dry-cold season (48.6%) (Table 3), and were composed of centric species, usually organized in chains or filaments (such as Chaetoceros spp.), although we also recorded some of the pennate types, such as Pseudo-nitzschia spp. and Thalassionema nitzschioides (Grunow) Mereschk. (Table 3). Additionally, most of the dinoflagellate blooms occurred in the dry-cold season (50%), mainly by Dinophysis caudata Kent, Karenia longicanalis Yang, Hodgkiss & G. Hansen and Pyrodinium bahamense var. compressum, but other dinoflagellate outbreaks occurred in the rainy season (37%, Table 4): Akashiwo sanguinea (Hirasaka) G. Hansen & Moestrup), Margalefidinium polykrikoides (Margalef) F. Gómez, Richlen & D.M. Anderson (= Cochlodinium polykrikoides Margalef),

Table 3: Data of 35 blooms recorded in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico (2000 to 2015), conformed of 21 diatom taxa. Harmful Algal Bloom/ Toxin (HAB/Tox): without apparent harm (WAH), harmful (H), toxic (T), domoic acid (DA). Maximum density recorded in Acapulco (D), relative abundance of bloom species (RA), depth at which they were located (Z). Season (S): dry-cold (DC), rainy season (R). Sea surface temperature anomalies (AT): El Niño condition (+), La Niña condition (-). Reports of harmfulness in other regions: H¹=Landsberg (2002); H²=Sunesen et al. (2009). Blooms marked with asterisks (*) are events reported of bloom in Acapulco by other authors.

Taxa	HAB/	D	RA	Site	Z	Date	S	AT
	Tox	(cells L ⁻¹)	(%)		(m)			
1. Chaetoceros curvisetus Cleve (Fig. 3A)	WAH	-	82	Centro	-	12/2002	DC	(-)
	WAH	153×10^3	59	Centro	20	07/2010	R	(-)
	WAH	660×10^3	42	Bocana	1	09/2010	R	(-)
	WAH	448×10^3	45	Sinfonía	2	09/2010	R	(-)
	WAH	516×10^3	50	Caleta	5	09/2010	R	(-)
	WAH	536×10^3	52	P. Marqués	5	09/2010	R	(-)
2. C. debilis Cleve (Fig. 3B)	H^1	17.7×10^3	3	P. Marqués	3	07/2010	R	(-)
3. C. laciniosus F. Schütt (Fig. 3C)	WAH	276×10^3	80	Centro	20	01/2011	DC	(-)
4. C. lorenzianus Grunow (Fig. 3D)	H^2	91.3×10^{3}	7	P. Marqués	5	01/2011	DC	(-)
5. C. radicans F. Schütt (Fig. 3E)	WAH	266×10^3	80	Muelle	6	09/2010	R	(-)
6. C. socialis Lauder (Fig. 3F)	H^1	60.4×10^{3}	4	Sinfonía	1	09/2010	R	(-)
7. C. tortissimus Gran (Fig. 3G)	WAH	364×10^3	81	Bocana	3	01/2011	DC	(-)
8. C. wighami Brightw. (Fig. 3H)	H^1	12.5×10^3	1.2	Bocana	3	09/2010	R	(-)
9. Climacodium frauenfeldianum Grunow (Fig. 3I)	WAH	_	86	Bocana	-	06/2000	R	(-)
	WAH	-	82	Muelle	-	10/2000	R	(-)
10. Guinardia delicatula (Cleve) Hasle (Fig. 3J)	H^2	100×10^3	9	Centro	3	01/2011	DC	(-)
	H^2	83×10^3				01/2012*	DC	(-)
11. Hemiaulus hauckii Grunow ex Van Heurck (Fig. 3K)	WAH	56×10^3	4	Sinfonía	1	09/2010	R	(-)
	WAH	-				08/2006*	R	(+)
12. Leptocylindrus danicus Cleve (Fig. 3L)	H^2	-	91	Bocana	-	06/2003	R	(+)
13. L. minimus Gran (Fig. 3M)	H^1	287×10^3	86	Bocana	6	03/2010	DC	(+)
14. Pseudo-nitzschia delicatissima (Cleve) Heiden (Fig.	T/DA	13.3×10^{4}	11	Muelle	1	11/2010	DC	(-)
3N)	T/DA	17 104	0	D.M. /	1	02/2014*	DC	(-)
15. P. pungens (Grunow ex Cleve) Hasle (Fig. 3O)	T/DA	17×10^4	9	P. Marqués	1	11/2010	DC	(-)
	T/DA	-	20	D. D.	2	02/2014*	DC	(-)
16. P. pseudodelicatissima (Hasle) Hasle (Fig. 3P)	T/DA	22×10^3	20	Pta. Bruja	3	10/2009	DC	(+)
	T/DA	10.5×10^3	8	P. Marqués	5	03/2010	DC	(+)
	T/DA	172×10^3	37	Bocana	1	06/2010	R	(-)
	T/DA	306×10^{3}	82	Muelle	3	11/2010	DC	(-)
	T/DA	207×10^{3}	15	Pta. Bruja	10	01/2011	DC	(-)
17. P. seriata (Cleve) H. Peragallo (Fig. 3Q)	T/DA	56.9×10^3	9	P. Marqués	1	07/2010	R	(-)
18. P. subfraudulenta (Hasle) Hasle (Fig. 3R)	WAH	-	82	Muelle	-	12/2002	DC	(+)



Table 3: Continuation.

Taxa	HAB/	D	RA	Site	Z	Date	C	AT
Taxa	пав/	D		Site	L	Date	S	AI
	Tox	(cells L ⁻¹)	(%)		(m)			
19. Skeletonema pseudocostatum Medlin (Fig. 4A)	WAH	668×10^{3}	84	Sinfonía	6	07/2008	R	(-)
20. S. tropicum Cleve (Fig. 4B)	WAH	-	83	Oceánica	6	12/2002	DC	(+)
21. Thalassionema nitzschioides (Grunow) Mereschk.	WAH	66×10^3	81	Sinfonía	3	07/2010	R	(-)
(Figs. 4C,D)								

Table 4: Data of 55 blooms recorded in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico (2000 to 2015) conformed of 19 dinoflagellates taxa. Harmful Algal Bloom/Toxin (HAB/Tox): without apparent harm (WAH), harmful (H), toxic (T), saxitoxin (STX), yesotoxin (YTX), okadaic acid (OA). Maximum density recorded in Acapulco (D), relative abundance of bloom species (RA), depth at which they were located (Z), season (S): dry-cold (DC), dry-warm (DW), rainy season (R). Sea surface temperature anomalies (AT): El Niño condition (+), La Niña condition(-). Blooms marked with asterisks (*) events reported of bloom in Acapulco by other authors see Tables 5-6. Abundance values with (?) = extremely high values that are doubtful.

Taxa	HAB/	D	RA	Site	Z	Date	S	AT
	Tox	(cells L ⁻¹)	(%)		(m)			
1. Akashiwo sanguinea (Hirasaka) G. Hansen	T-H	-	80	Centro	-	06/2003	R	(+)
& Moestrup (Fig. 5A)	T-H	-				03/2006*	R	(+)
	T-H	564×10^{3}				05/2009*	DW	(-)
	T-H	10×10^6				05/2013*	DW	(-)
	T-H	450×10^3				04/2014*	DW	(-)
2. Dinophysis caudata Kent (Fig. 5C)	T/OA	4.2×10^{3}	1.4	Pta. Bruja	1	03/2010	DC	(+)
	T/OA	10.9×10^{3}	1.8	Bocana	5	11/2010	DC	(-)
	T/OA	11.1×10^{3}	0.9	P. Marqués	1	01/2011	DC	(-)
3. Gymnodinium catenatum Graham (Fig. 5D)	T/STX	-	88	Naval	-	06/2003	R	(+)
	T/STX	189×10^3	27	Pta. Bruja	6	11/2010	DCDC	(-)
	T/STX	2.3×10^{6}	73	Naval	1	03/2014		(-)
Ten HAB of <i>G. catenatm</i> (see Table 5)	T/STX	-				11/2001*	DC	(-)
	T/STX	-				06/2003*	R	(-)
	T/STX	-				2004*	?	(+)
	T/STX	-				12/2005-	DC	(-)
	1,2111					2/2006*		()
	T/STX	_				12/2007*	DC	(-)
	T/STX	_				06/2009*	R	(+)
	T/STX	_				10-	DC	(+)
	-,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,					12/2009*		()
	T/STX	_				01/2014*	DC	(-)
	T/STX	_				03-	DW	(-)
	170111					04/2014*	D ((
4. Karenia longicanalis Yang, Hodgkiss & G.	WAH	72.6×10^{3}	76	Sinfonía	3	03/2013	DC	(-)
Hansen (Fig. 5E)	. 9	99 × 106(2)				02/2012*	DC	()
5. <i>Karenia</i> sp.6. Kareniaceae cf. <i>Takayama</i>	ί? ί?	$88 \times 10^{6}(?)$ $13 \times 10^{7}(?)$				12/2012*	DC DC	(-)
•	H	2.1×10^{6}				01/2012*	DC	(-)
7. Levanderina fissa (Lavander) O. Moestrup,	11	$\angle .1 \wedge 10^{-}$				01/2012	DC	(-)
Hakanen, G. Hansen, Daugbjerg & Ellegaard	T/VTV	206 × 103	27	Occhrisa	2	02/2014	DC	()
8. Lingulodinium polyedra (F. Stein) J.D.	T/YTX	286×10^{3}	37	Oceánica	3	03/2014	DC	(-)
Dodge (Fig. 5F)	T/YTX	6.4×10^{6}				04/2014*	DC	(-)

Table 4: Continuation.

Taxa	HAB/ Tox	D (cells L ⁻¹)	RA (%)	Site	Z (m)	Date	S	AT
9. <i>Margalefidinium polykrikoides</i> (Margalef)	Т-Н	-				11/2002	DC	(+)
F. Gómez, Richlen & D.M. Anderson (=	T-H	-				06/2003	R	(-)
Cochlodinium polykrikoides Margalef) (Fig.	Т-Н	_	82	P. Marqués		06/2007	R	(-)
5B)	T-H	1.3×10^{6}	61	Centro	1	11/2015	DC	(+)
/	Т-Н	28.1×10^{6}				09-10/2011*	R	(-)
	T-H	22.5×10^{6}				06/2012*	R	(+)
	T-H	340×10^{3}				10/2012*	R	(+)
	Т-Н	8×10^6				09/2013*	R	(-)
	T-H	103×10^3				10/2014*	R	(+)
10. Noctiluca scintillans (Macartney) Kof. & Swezy	Н	603×10^{3}				02/2012*	DC	(-)
1. Prorocentrum gracile F. Schütt (Fig. 5G)	WAH	-	80	Bocana	-	10/2009	R	(+)
	WAH	5×10^6				04/2008*	DW	(-)
2. P. koreanum M.S. Han, S.Y. Cho & P. Wang (Fig. 5H)	Н	-	83	Centro	-	10/2009	R	(+)
3. <i>Protoperidinium crassipes</i> (Kof.) Balech (Fig. 51)	T/YTX	-				12/2007*	DC	(-)
4. <i>Protoperidinium divergens</i> (Ehrenb.) Balech (Fig. 5J)	WAH	-	80	Centro	-	06/2010	R	(-)
5. Pyrodinium bahamense var. compressum	T/STX	774×10^{3}	86	Centro	3	07/2010	R	(-)
(Böhm) Steid., Tester & F.J.R. Taylor (Fig.	T/STX					11/2001*	DC	(-)
5K)	T/STX	(Table 6)				12/2005-	DC	(-)
,		,				03/2006*		()
	T/STX					12/213-	DC	(-)
						01/2014*		()
	T/STX					03/2014*	DC	(-)
16. <i>Scrippsiella acuminata</i> (Ehrenb.) Kretschmann, Elbr., Zinssm., Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling (= <i>S. trochoidea</i> (F. Stein) A.R. Loebl.) (Fig. 5L)	Н	121 × 10 ³	81	Sinfonía	1	10/2009	R	(+)
17. Tripos balechii (Meave, Okolodkov &	Н	_	80	Centro		06/2003	R	(+)
Zamudio) F. Gómez f. <i>balechii</i> (Fig. 5M)	Н	_				05/2009*	DW	(+)
Zamadio) 1. Somez 1. outcom (1 ig. 5141)	H	12×10^{6}				02/2012*	DC	(-)
	Н	$40 \times 10^7 (?)$				03/2012*	DC	(-)
8. <i>T. balechii</i> f. <i>longus</i> (Meave, Okolodkov & Zamudio) F. Gómez	Н	-	81	Centro		06/2000	R	(-)
19. <i>T. furca</i> (Ehrenb.) F. Gómez (Fig. 5N)	Н	_	86	Muelle		06/2000	R	(-)
	Н	69.5×10^{3}				03/2011*	DC	(-)
	Н	120×10^3				04/2012*	DW	(-)

Prorocentrum gracile F. Schütt, P. koreanum M.S. Han, S.Y. Cho & P. Wang, Scrippsiella acuminata (Ehrenb.) Kretschmann, Elbr., Zinssm., Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling (= S. trochoidea (F. Stein) A.R. Loebl.), and

Tripos balechii f. longus (Meave, Okolodkov & Zamudio) F. Gómez among them. No diatom blooms occurred at the dry-warm season, and only seven (13%) outbrakes of dinoflagellates occurred at this season corresponding



to the species: *Akashiwo sanguinea*, *Gymnodinium catenatum*, *Prorocentrum gracile*, *Tripos balechii* (Meave, Okolodkov & Zamudio) F. Gómez f. *balechii*, and *T. furca* (Ehrenb.) F. Gómez (Table 4).

We found that *Gymnodinium catenatum* was the dinoflagellate that reached the highest density (2.3 × 10⁶cells L⁻¹) in the bay of Acapulco during the study period, although reports of other authors mention maximum densities of *Margalefidinium polykrikoides* of 28.1 × 10⁶cells L⁻¹ in this location during September-October 2011 (Table 4). Although the number of cells that such species must reach to produce harmful effect on biota is different: 5 × 10³cells L⁻¹ vs 500 × 10³cells L⁻¹ (Table 1), the values reached by both species in Acapulco far exceed such numbers.

Thirty-five blooms were caused by diatoms (Table 3) and 55 by dinoflagellates (Table 4). Considering the damage caused by the taxa that created the blooms, 21 (17 formed by diatoms and 4 by dinoflagellates) were classified as WAH (without apparent harm), because no deleterious effect on aquatic organisms or humans has ever been mentioned. Another 20 (8 formed by diatoms and 12 by dinoflagellates) were harmful blooms (H) and 47 (10 formed by diatoms and 37 by dinoflagellates) were classified as toxic outbreaks (T) (Tables 3, 4). As a consequence, the highest percentage (48.6%) of diatom blooms

in Acapulco is classified as WAH (Fig. 2A), while the highest percentage of dinoflagellate blooms is T (67.3%) (Fig. 2B).

Blooms were composed of 40 taxa: 21 diatoms (Table 3, Figs. 3A-R, 4A-D) and 19 dinoflagellates (Table 4, Figs. 5A-N). Of the species, ten diatoms were classified as WAH (without apparent harm), seven as H (Harmful), and four as T (Toxic), while for dinoflagellates, three taxa were classified as WAH, seven as H, and seven as T species. Two dinoflagellate blooms could not be classified because the species were not properly identified (Table 4).

WAH Blooms

Thirteen taxa (34.2%) are WAH species: 10 diatoms (Chaetoceros curvisetus Cleve, C. laciniosus F. Schütt, C. radicans F. Schütt, C. tortissimus Gran, Climacodium frauenfeldianum Grunow, Hemiaulus hauckii Grunow ex Van Heurck, Pseudo-nitzschia subfraudulenta (Hasle) Hasle, Thalassionema nitzschioides, Skeletonema pseudocostatum Medlin, and S. tropicum Cleve), and three dinoflagellates (Karenia longicanalis, Prorocentrum gracile, and Protoperidinium divergens (Ehrenb.) Balech). Even these species can be beneficial for increasing primary productivity of the system.

The diatom *Skeletonema pseudocostatum* had the highest densities (668×10^3 cells L⁻¹) in Acapulco during

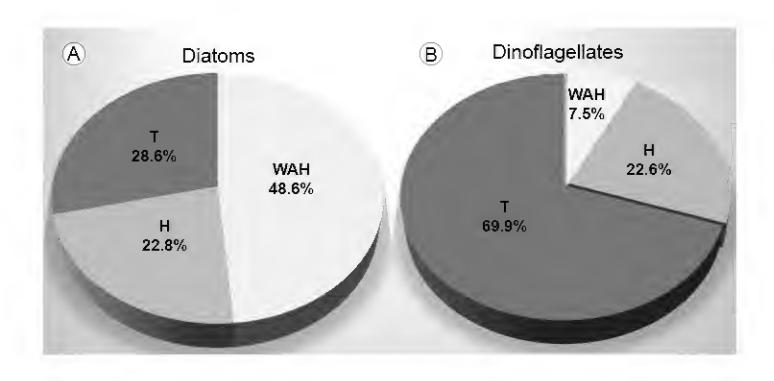


Figure 2: A. Percentage of diatom blooms; B. Percentage of dinoflagellate blooms recorded in Acapulco Bay, Mexico (2000 to 2015); classified for its effect. Without apparent harm (WAH), harmful (H), toxic (T).

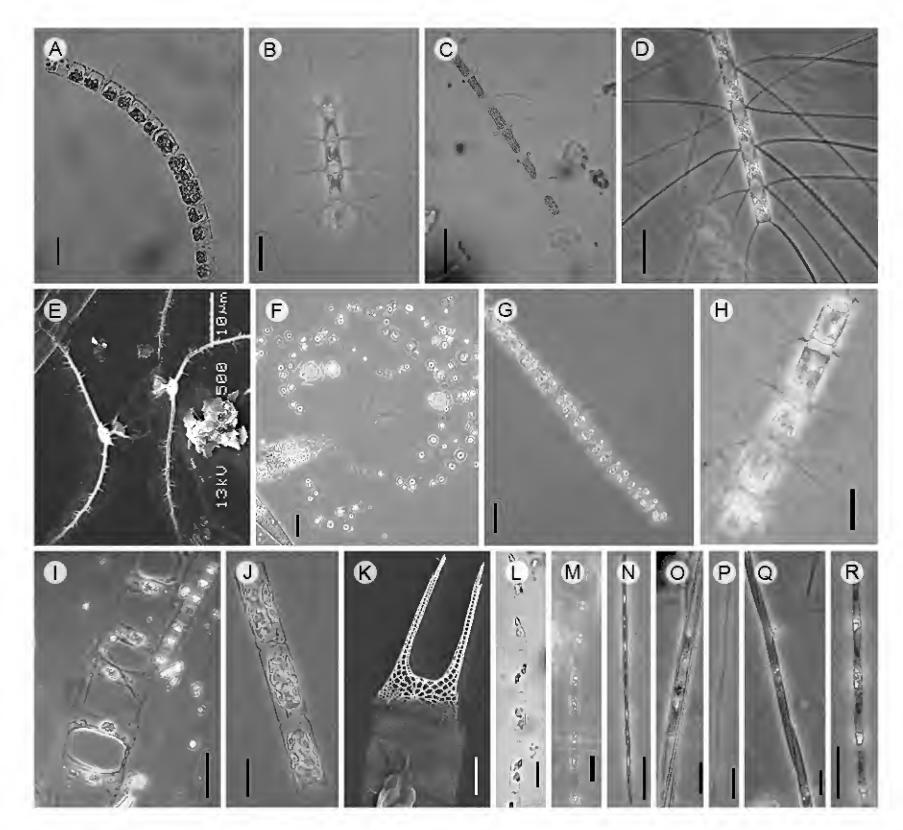


Figure 3: Diatom taxa that produce blooms in Acapulco, Guerrero, Mexico. A. *Chaetoceros curvisetus* Cleve, Light Microscopy (LM); B. *C. debilis* Cleve (LM); C. *C. laciniosus* F. Schütt (LM); D. *C. lorenzianus* Grunow (LM); E. *C. radicans* F. Schütt, Scanning Electron Microscopy (SEM); F. *C. socialis* Lauder (LM); G. *C. tortissimus* Gran (LM); H. *C. wighami* Brightw. (LM); I. *Climacodium frauenfeldianum* Grunow (LM); J. *Guinardia delicatula* (Cleve) Hasle (LM); K. *Hemiaulus hauckii* Grunow ex Van Heurck (SEM); L. *Leptocylindrus danicus* Cleve (LM); M. *L. minimus* Gran (LM); N. *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden (LM); O. *P. pungens* (Grunow ex Cleve) Hasle (LM); P. *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle (LM); Q. *P. seriata* (Cleve) H. Peragallo (LM); R. *P. subfraudulenta* (Hasle) Hasle (LM). Scales: A, F, G, J, N-R=20 μm; B, E, H, L, M, T=10 μm; C, D, I=50 μm; K=5 μm.

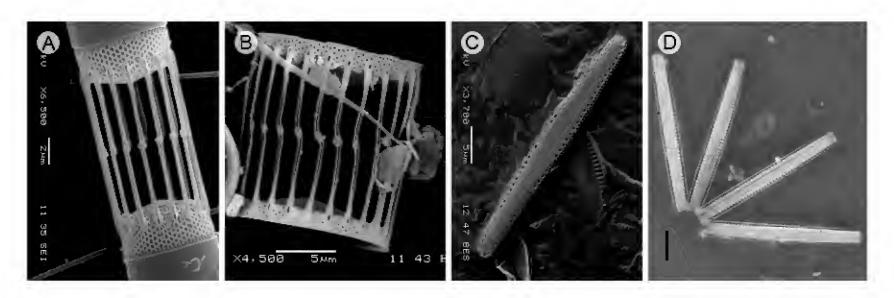


Figure 4: Diatom taxa that produce blooms in Acapulco, Guerrero, Mexico. A. *Skeletonema pseudocostatum* Medlin, Scanning Electron Microscopy (SEM); B. *S. tropicum* Cleve (SEM). C-D. *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschk. (SEM), Light microscopy. Scales: A=2 μm; B, C-D=5 μm.



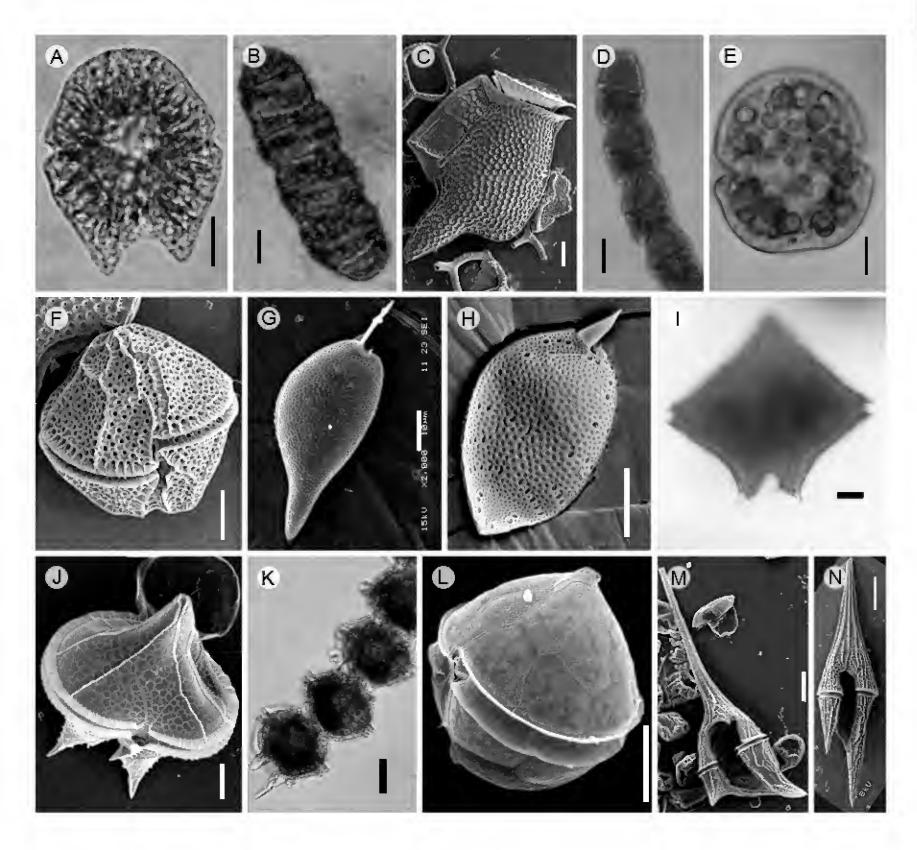


Figure 5: Dinoflagellate taxa that produce blooms in Acapulco, Guerrero, Mexico. A. Akashiwo sanguinea (Hirasaka) G. Hansen & Moestrup, Light Microscopy (LM); B. Margalefidinium polykrikoides (Margalef) F. Gómez, Richlen & D.M. Anderson (= Cochlodinium polykrikoides Margalef) (LM); C. Dinophysys caudata Kent, Scanning Electron Microscopy (SEM); D. Gymnodinium catenatum Graham (LM); E. Karenia longicanalis Yang, Hodgkiss & G. Hansen (LM); F. Lingulodinium polyedra (F. Stein) J.D. Dodge (SEM); G. Prorocentrum gracile F. Schütt (SEM); H. P. koreanum M.S. Han, S.Y. Cho & P. Wang (SEM); I. Protoperidinium crassipes (Kof.) Balech (LM); J. P. divergens (Ehrenb.) Balech (SEM); K. Pyrodinium bahamense var. compressum (Böhm) Steid., Tester & F.J.R.Taylor (LM); L. Scrippsiella acuminata (Ehrenb.) Kretschmann, Elbr., Zinssm., Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling (SEM); M. Tripos balechii f. balechii (Meave, Okolodkov & Zamudio) F. Gómez (SEM); N. T. furca (Ehrenb.) F. Gómez (SEM). Scales: a, b, d, k, m=20 μm; C, E-J, L=10 μm; N=50 μm.

July 2008 at Sinfonía station. Of the dinoflagellates only the density of *Karenia longicanalis* could be evaluated with maximum values of 72.6×10^3 cells L⁻¹.

Harmful Blooms

Fourteen (36.8%) taxa have been reported as Harmful (H), of which seven diatoms (Table 3): *Chaetoceros debilis* Cleve, *C. lorenzianus* Grunow, *C. socialis* Lauder, *C. wighami* Brightw., *Guinardia delicatula* (Cleve) Hasle,

Leptocylindrus danicus Cleve, and L. minimus Gran, and seven dinoflagellates (Table 4): Levanderina fissa (Lavander) O. Moestrup, Hakanen, G. Hansen, Daugbjerg & Ellegaard, Noctiluca scintillans (Macartney) Kof. & Swezy, Prorocentrum koreanum, Scrippsiella acuminata, Tripos balechii f. balechii, T. balechii f. longus, and T. furca (Ehrenb.) F. Gómez.

The diatom *Leptocylindrus minimus* had the highest densities (287×10^3 cells L⁻¹) in Acapulco during March

2010 at Bocana station. Of the dinoflagellate blooms evaluated by us, *Scrippsiella acuminata* reached the maximum density in Sinfonía station with a value of 121×10^3 cells L⁻¹.

Toxic Blooms

Eleven species (28.9%) taxa have been reported as Toxic (T), four diatoms (Table 3) and seven dinoflagellates (Table 4).

The four toxic diatoms belong to the genus *Pseu-do-nitzschia* and are domoic acid (DA) producers. Only *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle was recorded with high densities on several occasions, with values varying from 10.5×10^3 to 306×10^3 cells L⁻¹, and a relative abundance of 8 to 82% (Table 3).

Toxic dinoflagellates that cause HABs were Akashiwo sanguinea, Dinophysis caudata, Gymnodinium catenatum, Lingulodinium polyedra (F. Stein) J.D. Dodge, Margalefidinium polykrikoides, Protoperidinium crassipes (Kof.) Balech, and Pyrodinium bahamense var. compressum, whose type of poisoning and toxin is mentioned in Table 4.

There were three blooms of *Akashiwo sanguinea* whose density could not be evaluated, but whose relative abundance reached 80% in June 2003.

Two blooms of *Margalefidinium polykrikoides* (mainly a reactive oxygen species producer) were found, one during June 2007, with a relative abundance of 82%, and another in November 2015, with an abundance of 1.3 × 10⁶cells L⁻¹. Other red tides of this species (11/2002, 06/2003) were observed during the period, but their density could not be evaluated because the cells agglutinated quickly, although they were fixed *in situ* with Lugol's iodine solution. Another five blooms were registered in the rainy season by Gárate-Lizárraga et al. (2016), in which these species reached higher densities (Table 4).

Three blooms of *Dinophysis caudata*, an okadaic acid (OA) producer, were registered during the dry-cold season, reaching a maximum density of 11.1×10^3 cells L⁻¹ in January 2011 in Pto. Marqués station. These blooms were not monospecific, since *D. caudata* was codominant with several species and its maximum relative abundance ranged from 0.9 to 1.8%.

Harmful Algal Bloom (HAB)

A single bloom of *Lingulodinium polyedra*, a yessotoxin (YTX) producer, was found in Acapulco in the dry-cold season, 27-28 March 2014, outside the Acapulco Bay at the station called Oceánica, i.e., with densities up to 280 × 10³cells L⁻¹. Four days later (April 1, 2014), Pérez-Cruz et al. (2014) recorded the species with a density of 6.4 × 10⁶cells L⁻¹. The relative abundance of these species was 37%, co-dominating with *Karenia* sp., *Gymnodinium catenatum*, and *Leptocylindrus* sp.

An outbreak of *Protoperidinium crassipes* was reported by Gárate-Lizárraga et al. (2016), but without relative abundance or density data. We found this species frequently in Acapulco, with low densities (67-96 cells L⁻¹, Meave-del Castillo et al., 2012).

The dinoflagellate species that produce HAB in Acapulco are *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* and *Gymnodinium catenatum*, both saxitoxin (STX) producers, the latter being the most frequent with 12 blooms registered in Acapulco during the study period. This species blooms at the end or beginning of the year and rarely during the rainy season (Table 4).

Three blooms of *Gymnodinium catenatum*, a saxitoxin producer, were recorded in the dry-cold season, reaching a maximum density of 2.3×10^6 cells L⁻¹, during March 2014, at la Naval; these blooms even caused a reddish discoloration of the water and a concentration of saxitoxins in shellfish of 478 µgSTXeq.100g⁻¹ shellfish (Pérez-Cruz et al., 2014). The relative abundances in these events varied from 27 to 88%, with the highest value in June 2003. Another ten HAB of *G. catenatum* were recorded by other authors both in the dry-cold and rainy seasons (Tables 4-5), reaching a maximum density of 54.4×10^3 cells L⁻¹ in El Niño condition (Gárate-Lizárraga et al., 2016).

Pyrodinium bahamense var. *compressum* was recorded throughout the month of July 2010, on July 10th reaching the highest density of 774 × 10³cells L⁻¹ at the center of the bay, at 3 m (Table 4). A week later (July 17th, 2010) it had already decreased its density (52.3 × 10³cells L⁻¹in Pta. Bruja, at 5 m). This HAB produced a toxin concentration up to 2092 μgSTXeq 100g⁻¹ shellfish



Table 5: Harmful Algae Blooms of *Gymnodinium catenatum* Graham reported in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico. Data of maximum density, toxin concentrations in shellfish and sea surface temperature anomalies (AT): La Niña condition (-) or El Niño condition (+); are indicated. * This value seems to be overvalued because it was measured on the same dates as other authors and exceeds in two orders of magnitude such values (Bustamante-Gil, 2011; Rojas-Herrera et al., 2012b).

Date	Density	Toxins	AT	Reference
	(cells L-1)	($\mu gSXTeq~100g^1$).		
1997		640		Díaz-Ortiz et al. (2010)
03/1999	37.6×10^{3}	156	(-)	Cabrera-Mancilla et al. (2000)
11/2001		7309	(-)	Gárate-Lizárraga et al. (2007)
06/2003	125×10^3	540	(-)	Gárate-Lizárraga et al. (2009; 2016)
2004	22×10^3	388		Díaz-Ortiz et al. (2010); Gárate-Lizárraga et al. (2016)
12/2005 to 02/2006	10×10^6	217	(-)	Gárate-Lizárraga et al. (2009)
12/2007	1.9×10^{6}	1152	(-)	Gárate-Lizárraga et al. (2009)
06/2009	54.4×10^{3}		(+)	Gárate-Lizárraga et al. (2016)
10-12/2009	6.2×10^{3}		(+)	Bustamante-Gil (2011)
	17.3×10^3			Rojas-Herrera et al. (2012b)
	$13 \times 10^{6*}$			Gárate-Lizárraga et al. (2016)
11/2010 to 01/2011	188×10^3	392-739	(-)	Meave del Castillo and Zamudio-Resendiz (2014)
01/2014	20×10^3		(-)	Pérez-Cruz et al. (2014)
03-04/2014	$8\ 390 \times 10^3$	474	(-)	Pérez-Cruz et al. (2014); Gárate-Lizárraga et al. (2016)

(COFEPRIS, 2010) (Table 6), which caused the Federal Commission for the Protection Against Health Risks (COFEPRIS, 2010) to declare a sanitary closure, since according to an emerging standard, alerts are emitted after 80 µgSTXeq 100g⁻¹shellfish (SSA, 2001). This species reached values greater than 5×10^3 cells L⁻¹ at all stations within the bay and on external sites near the bay of 3 to 10 m deep (53% of the tested samples). However, no discoloration of the sea was observed during these events. In the open sea where Z>50 m, the species had values of 3 × 10³cells L⁻¹ at depths between 1 and 3 m. A week before (7/July/2010), Laboratorio Estatal de Salud Publica del Estado de Guerrero staff (COFEPRIS, 2010) registered the HAB with a density of 1.4 × 10⁶ cells L⁻¹ at Puerto Marqués station, which indicates that the bloom had started some time before and was already decaying when we recorded it. During August, the density inside the bay was very low but began recovering in September until reaching 7×10^3 cells L⁻¹ (Center, 10 m). By November, it was present throughout the bay with values up to 16×10^3 cells L⁻¹ (Punta Bruja, 10 m) and just in January (Naval 1 to 3 m) reached and abundance of 22×10^3 cells L⁻¹.

Some algae blooms in Acapulco were multispecies; for example, in November 2010 the event recorded in La Bocana included *Gymnodinium catenatum* and *Dinophysis caudata*, the latter reached high densities (10.9 × 10³cell L⁻¹) but low values of relative abundance (1.8%). Also on the same date, blooms of different species were found in different locations. For example, in June 2003, *Tripos balechii* and *Akashiwo sanguinea* formed blooms at the center of the bay, while *Gymnodinium catenatum* bloomed in La Naval, and *Leptocylindrus danicus* in La Bocana.

We also observed that in some cases before a HAB, several species were co-dominating and later one of them produced a monospecific HAB. For example, on March 1, 2014, *Gymnodinium catenatum* (3.5-46.5%), *Leptocylindrus danicus* (15-27%), and *Cylindrotheca closterium*

Table 6: Harmful Algae Blooms of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Böhm) Steid. Tester & F.J.R. Taylor, reported in locations of the eastern tropical Pacific. Date, maximum densities, toxin concentrations in different animals, and sea surface temperature anomalies (AT): La Niña conditions (-) are indicated. * In this HAB three people died, seven became ill and 206 turtles died. ¹Toxins evaluated in mollusks (*Stomolophus meleagris* L. Agassiz). ²Toxins evaluated in turtles (*Lepidochelys olivaceae* Eschscholtz and *Chelonia* sp.). ³Toxins evaluated in jelly fish.

Locality	Date	Density	Toxins	AT	Reference
		(cells L-1)	(µgSXTeq 100g¹)		
Oaxaca-Chiapas, Mex.	12/1989	1.7×10^{6}	8111	(-)	Cortés-Altamirano et al. (1993)
Michoacán-Guerrero, Mex.	10-12/1995-02/1996		8549 ¹	(-)	Ramírez-Camarena et al. (1996); Orellana- Cepeda et al. (1998)
Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Mex.	01/2001-02/2002	3.5×10^6	73091	(-)	Ramírez-Camarena et al. (2004)
Costa Rica	12/2005-02/2006	3.5×10^{6}		(-)	Meave del Castillo et al. (2008)
El Salvador*	11/05-03/2006	48.9×10^{6}	>40001	(-)	Licea et al. (2008)
			627.8^2 12.2^3		
Acapulco Bay,	11/2001		7309 ¹	(-)	Gárate-Lizárraga et al. (2007)
Guerrero, Mex.	12/2005-03/2006	9.5×10^{2}	2001	(-)	Meave del Castillo et al. (2008)
	07/2010-01/2011	1.4×10^{6}	20921	(-)	Gárate-Lizárraga et al. (2012), Meave-del Castillo et al. (2012)
	12/2013-01/2014	45×10^3		(-)	Pérez-Cruz et al. (2014)
	03/2014	21×10^3		(-)	Pérez-Cruz et al. (2014)

(Ehrenb.) Reimann & J.C. Lewin (18.5-48.8%) were recorded; and at the end of the month (March 27), *Gymnod-inium catenatum* reached a relative abundance of 15-74%.

Another 52 phytoplankton taxa (Table 7) were recorded in Acapulco, which have caused HABs in other regions, but until now they have only been found in low densities at this location, and were thus considered as potential HAB-forming taxa. The maximum relative densities and abundance found in Acapulco, as well as the type of toxin or damage they produce are shown in Table 7, which lists 28 species that have the potential to be toxic and 24 to be harmful. Most of these dinoflagellates (44.2%) could form toxic HABs, whereas most diatoms would produce harmful blooms (36.5%). The other groups (Haptophyta, Raphidophyta, and Cyanophyta) belong to only 9.6% of the total species, but should they bloom, their HAB could be toxic.

Physical-chemical parameters were obtained from 700 data in the monthly collections made in 2010 (Meave del Castillo, 2012) and the sporadic data measured during

the samplings carried out during the entire study period (2000-2015). Water temperature had a range of 16.43-31.03 °C (=27.37 °C), with the highest values in August 2010. Beginning in April, water temperature rises and in September it decreases, with the lowest values in February-March. Salinity ranged from 29.5-38.31 throughout the year (=34.04); during the rainy season and until December, salinity is lower than in the dry season (November to May). Dissolved oxygen varied from 0.52 to 11.19 mg L^{-1} (=5.96 mg L^{-1}), decreasing during the dry-cold season (December to March). Nutrients had the following concentrations: $P-PO_4 = 0.001-13.59 \mu M (=1.7 \mu M)$, $N-NO_2=0.001-22.33$ µM (=0.53 µM), $N-NO_3=0.001-$ 27.64 μ M (=2.6 μ M), N-NH₄=0.0001-33.42 μ M (=2.44 μ M), SiO₂=0.0001-8.42 μ M (=0.79 μ M), chlorophyll $a=0.001-46.27 \text{ mgL}^{-1}$ (=4.91 mgL⁻¹). Generally in Acapulco, we have observed that phosphate increases in the rainy season, which coincides with the increase of air temperature in the water column. Ammonium and silicates have low values, which remain more or less con-



Table 7: List of phytoplanktonic taxa potential forming Harmful algal blooms (HAB) in Acapulco Bay, Guerrero, Mexico (sorted by algal group and alphabetical order), recorded in the literature as harmful (H) or toxic (T). Toxin type: domoic acid (DA), saxitoxins (STX), okadaic acid (OA), dinophysis toxins (DTx), pectenotoxins (PTx), breve toxins (PbTx), brevisulcata toxins (KBTx, (DTx), brevesulcatic acid (BSX), superoxidant agents (ROS), yesotoxins (YTx), azaspiracides (AZP), chatonella toxins (CaTx), fibrocapsa toxins (FjTx) and polyunsaturated aldehydes (PUAs). Frequency data (Frec.) and maximum density (D) achieved in the bay are given; density not determined since the taxa was found only in net samples (ND). References: 1) Eilertsen and Raa (1995); 2) Shamsudin et al. (1996); 3) Balech (2002); 4) Landsberg (2002); 5) Fryxell and Hasle (2003); 6) Taylor et al. (2003); 7) Hallegraeff and Hara (2003); 8) Hansen et al. (2004); 9) Hsia et al. (2006); 10) Proenza et al. (2009); 11) Steidinger (2009); 12) Sunesen et al. (2009); 13) Guidi-Rontani et al. (2010); 14) Fowler et al. (2015); 15) Akselman and Fraga (2016); 16) Fraga (2016); 17) Hansen (2016); 18) Hoppenrath and Elbraechter (2016); 19) Lundholm (2016); 20) Moestrup (2016a); 21) Moestrup (2016b); 22) Zingone and Larsen (2016). *= Usually *Phalacroma rotundatum* is not a toxic species, but some authors reports that it may contain DTx (Zingone and Larsen, 2016).

Algae group/Taxa	HAB	Toxin	Reference	Frec.	D
				(%)	(cells L ⁻¹).
Bacillariophyta					
1. Cerataulina pelagica (Cleve) Hendey	Н	-	4,5,12	46.6	21.7×10^3
2. Chaetoceros convolutus Castracane	Н	-	4,5	0.9	ND
3. C. danicus Cleve	Н	-	12	10.6	6.9×10^3
4. C. difficilis Cleve	Н	-	4	1.5	ND
5. Coscinodiscus centralis Ehrenb.	Н	-	5	7.3	739
6. C. concinnus W. Smith	Н	-	5	3.3	82
7. C. wailesii Gran & Angst	Н	-	5,12	0.6	ND
8. Cylindrotheca closterium	Н	-	4,5,12	82.4	61.2×10^3
9. Ditylum brightwellii (T. West) Grunow	Н	-	4	53.3	11.1×10^{3}
10. Pseudo-nitzschia multistriata (H. Takano) H. Takano	T	DA	4,5,19		ND
11. Pseudosolenia calcar-avis (A. Schultze) Sundström	Н	-	12	20.3	5×10^3
12. Rhizosolenia setigera Brightw.	Н	-	12	18.2	14.7×10^3
13. R. setigera f. pungens (Cleve) Brunel	Н	-	12	62.5	20.7×10^3
14. Thalassiosira mala Takano	Н	-	5,12	0.3	ND
15. T. minuscula Krasske	Н	-	5	4.8	14.2×10^{3}
16. T. gravida Cleve	Н	-	4	10.9	8.4×10^{3}
17. T. simonsenii Hasle & G. Fryxell	Н	-	12	1.5	ND
18. T. subtilis (Ostenf.) Gran	Н	-	5	2.4	1×10^3
Dinophyta					
19. Alexandrium catenella (Whedon & Kof.)Balech	T	STX	3,6,16	0.3	ND
20. A. monilatum (Howell) Balech	T	Goniodomin A	3,6,9,16		ND
21. A. ostenfeldii (Paulsen) Balech & Tangen	T	STX	6,16	3.0	3×10^3
22. A. tamarense (M. Lebour) Balech	T	STX	3,6,16	19.1	2.6×10^{3}
23. Dinophysis acuminata Clap. & J. Lachm.	T	OA, DTx, PTx	3,6,22	1.5	171
24. D. fortii Pavill.	T	OA, DTx, PTx	3,6,22	8.2	1.6×10^{3}
25. D. infundibulus J. Schiller	T	PTx	22	0.3	20
26. D. ovum F. Schütt	T	OA	22	0.3	ND
27. D. sacculus F. Stein	T	OA	6,22	0.3	ND
28. Gonyaulax polygramma F. Stein	Н	-	4	35.2	2.6×10^{3}
29. G. spinifera (Clap. & J. Lach.) Diesing	Н	-	4,15	17.9	4.9×10^{3}
30. Karenia bicuneiformis Botes, Sym & Pitcher	T	PbTx	17	6.7	4.5×10^3
31. K. brevis (Davis) G. Hansen & Moestrup	T	PbTx	4,6,11,17	8.5	4.5×10^{3}
32. K. brevisulcata (F.H. Chang) G. Hansen & Moestrup	T	KBTx, BSX	4,6,17	7.3	1.5×10^3

Table 7: Continuation.

Algae group/Taxa	HAB	Toxin	Reference	Frec.	D
	T		4.6.17	(%)	(cells L ⁻¹).
33. K. mikimotoi (Miyake & Kominami ex M. Oda) G. Hansen &		Gymnocin A + B	4,6,17	3.0	1.7×10^{3}
Moestrup					
34. K. papilionacea Haywood & Steid.	T	PbTx	14,17	1.8	491
35. K. selliformis Haywood, Steid. & L. Mack.	T	Gymnodimina	11,17	11.8	9.4×10^{3}
36. Noctiluca scintillans (Macartney) Kof. & Swezy	Н	-	4,6	11.2	3.1×10^{3}
37. Peridinium quadridentatum (F. Stein) G. Hansen (= P. quinquecorne	Н	-	2		1.1×10^3
Abé)					
38. Phalacronia dolychopterigium G. Murray & Whiting	Н	-	20	0.3	ND
39. P. mitra F. Schütt	T	DTx	3,6,22	2.7	38
40. P. rotundatum (Clap.et J. Lach.) Kof. & J. R. Michener	T	DTx*	3,6,22	6.0	721
41. Prorocentrum cordatum (Ostenf.) J.D. Dodge	T	Unknown	6,18	9.1	5.8×10^{3}
42. P. rhathymmm A.R. Loebl., Sherley & R.J. Schmidt	T	Unknown	6,18	4.9	717
43. P. triestinum J. Schiller	Н	-	4	3.0	7.4×10^{3}
44. Protoceratium reticulatum (Clap. & J. Lach.) Buetschli	T	YTx	6,15	6.9	571
45. Protoperidinium crassipes (Kof.) Balech	T	AZP	4	4.2	96
46. Takayama cladochroma (J. Larsen) de Salas, Bolch & Hallegr.	T	Unknown	17,19	0.3	ND
47. Tripos fusus (Ehrenb.) F. Gómez	Н	-	6	58.2	3.1×10^{3}
Raphidophyta					
48. Chattonella antiqua (Y. Hada) C. Ono	T	PbTx+CaTx+ROS	4,7,21	1.8	87
49. Fibrocapsa japonica Toriumi & Takano	T	PbTx+FjTx+ROS	4,7,13,21	0.6	ND
Haptophyta					
50. Phaeocystis globosa Scherff.	T	PbTx+CaTx	1,4,20	6.9	202×10^3
51. Phaeocystis pouchetii (Har.) Lagerh.		PUAs	1,4,8,20		ND
Cyanophyta					
52. Trichodesmium erythraeum Ehrenb. ex Gomont	T	STX+Microcystin	4,10	1.2	212×10^3

stant throughout the year, while nitrites + nitrates increase in the dry-cold season.

Acapulco monthly rainfall data, obtained from the NMS (National Meteorological System), for a period of 30 years (1973-2010), show that August is the rainiest month of the year, with an average close to 200 mm. In particular, the year 2010 was very rainy, and in August values close to 500 were reached (Meave del Castillo, 2012; Meave-del Castillo et al., 2012).

The dates of the blooms on the graph of temperature anomalies show that the majority of blooms (75.6%) occurred during negative anomalies (La Niña conditions) of the historical average value of MEI obtained during

27 years (1989-2015) (Fig. 6A), for example, *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*. On the other hand, twelve blooms of *Gymnodinium catenatum* were found eight in La Niña (66.7%) and four (33.3%) in El Niño conditions, e.g., at the end of 2009 (October to December). When the species occured in El Niño conditions, densities are low: maximum abundances were 6.2-17.3 × 10³cells L⁻¹ (Table 5, Fig. 6B). The value of 13 × 10⁶cells L⁻¹ reported by Gárate-Lizárraga et al. (2016) seems to be overvalued, because it was measured on the same dates as other authors and exceeds such values in two orders of magnitude.

On the other hand, in Figure 7, corresponding to the Corner Test for Association, it is observed that



quadrant sums resulted in a value of 13. Using the table of significance levels for magnitudes of quadrant sums contained in Olmstead and Tukey (1947), this value was significant (p=0.000036), which means that despite the

few data included in the analysis, the relationship of the development of HAB of these noxious species with climatic conditions tending to La Niña or even in La Niña can be accepted.

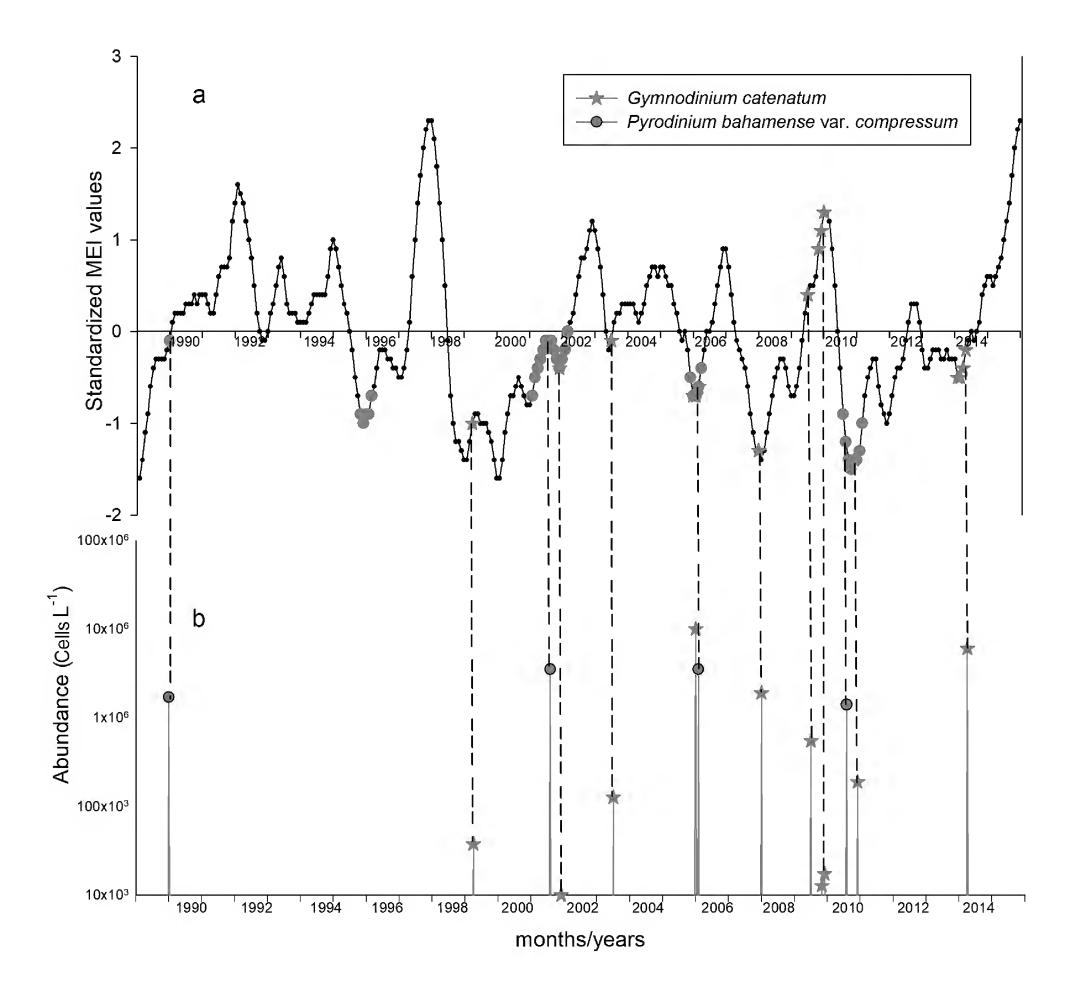


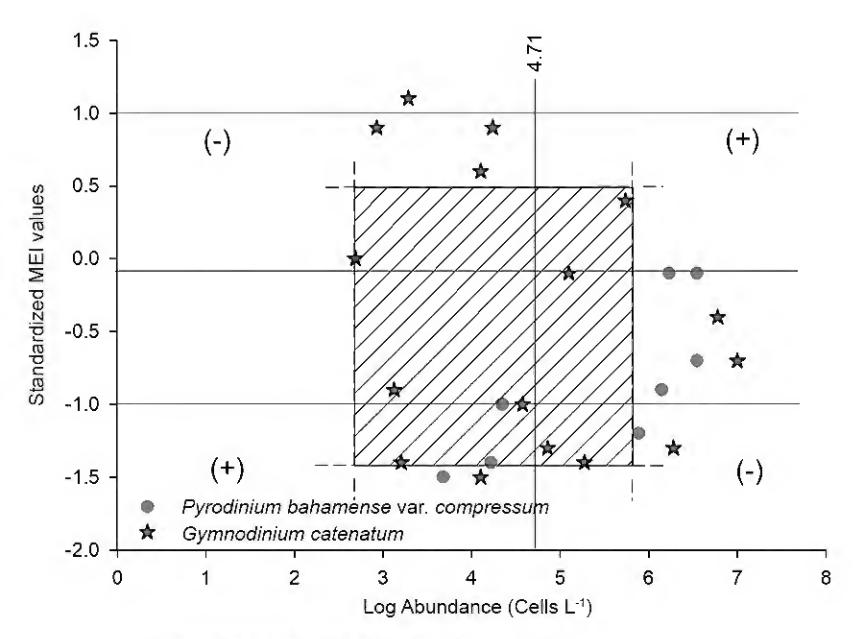
Figure 6: A. Location of the dates of the HAB events of *Gymnodinium catenatum* Graham and *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Böhm) Steid., Tester & F.J.R.Taylor in the tropical eastern Pacific, on the graphic of temperature anomalies of the Pacific. The graph was constructed with monthly values of the ENSO Multivariate Index (MEI) from 1989 to 2015. The MEI includes six climatic variables. Positive anomalies indicate that the temperature observed was warmer than the historical average, negative anomalies indicate that the observed temperature was colder than the historical average. Values above 1.0 or below -1.0 indicate conditions El Niño or La Niña respectively. B. Graphic of abundances of *Gymnodinium catenatum* and *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* on the dates in which they produced HAB in Acapulco Bay, Mexico.

DISCUSSION

Fifty-three blooms of 40 species were found. A literature review showed at least 30 additional blooms reported by other authors who work at local institutions and can make collections in the bay at any time (Rojas-Herrera et al., 2012a, b; Pérez-Cruz et al., 2014, 2016; Moreno-Díaz et al., 2015; Gárate-Lizárraga et al., 2016). This means that with the 35 collections that we made during the study period, we were able to record 63.4% of the

algal blooms that occurred in Acapulco (2000-2015). Most blooms recorded by other authors included species that, on a different occasion, we also found as blooms or as species that we recorded but at low densities, such as *Karenia* spp., *Levanderina fissa* and *Noctiluca scintillans* (Gárate-Lizárraga et al., 2016).

Our results suggest that Acapulco blooms occurred in the rainy and dry-cold seasons; these results are due to the low number of collections (six) made during the dry-



Quadrant sum test with absolute values

Direction	Number		
Down	4		
Left	7		
Up	2		
Right	0		
Quarant sum	13		

Significance level (conservative) for magnitude of quadrant sum p = 0.02

Figure 7: Location in the Olmstead-Tukey quadrants of the abundance levels with respect to the standardized MEI values for *Gymnodinium catenatum* Graham and *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Böhm) Steid., Tester & F.J.R.Taylor when they formed HAB in Acapulco Bay, Mexico.



warm season, thus underestimating the results. Pérez-Cruz et al. (2014) and Gárate-Lizárraga et al. (2016) reported blooms of several dinoflagellates during this season, e.g. *Gymnodinium catenatum* in April 2012 (137 × 10³cells L-¹), May 2013 (2.72 × 10⁶cells L-¹), January 2014 (20 × 10³cells L-¹) and March-April 2014 (1.89 × 10⁶cells L-¹); *Tripos furca* (120 × 10³cells L-¹) in April 2012; *Akashiwo sanguinea* (10 × 10⁶cells L-¹) in May 2013; and *Lingulodinium polyedra* (6.4 × 10⁶cells L-¹) in March 2014.

Most diatom blooms occurred during the rainy season (*Chaetoceros curvisetus*, *Climacodium frauenfeldianum*, *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema pseudocostatum* and *Thalassionema pseudonitzchioides*) or the dry-cold season (*Guinardia delicatula*, *Leptocylindrus minimus* and *Pseudo-nitzschia* spp.). These data are consistent with the bloom of *Pseudo-nitzschia* spp. recorded in February 2014 by Gárate-Lizárraga et al. (2016). The only diatom species, which by its densities and type of damage could have produced a HAB, was *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* in November 2010, reaching a density of 306 × 10³ cells L-1 at Muelle. However, apparently these blooms did not affect aquatic organisms or human health in Acapulco.

Likewise, 49% of dinoflagellate blooms occurred in the dry-cold season (*Dinophysis caudate*, *Gymnodinium catenatum*, a taxon of Kareniaceae family related to *Takayama*, *Lingulodinium polyedra*, and *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*), while 37.7% occurred in the rainy season mainly from, *Margalefidinium polykrikoides*, *Protopedinidium divergens* and *Scrippsiella acuminata*.

The rainy and dry seasons contrast because their environmental parameters (temperature, precipitation, salinity, and nutrients) change drastically (Meave-del Castillo et al., 2012), which makes it difficult to understand what factors are leading to the blooms, especially for diatoms, since silica concentrations in general are low in Acapulco (=0.79 µM). It was found that most diatom blooms (85%) occurred in La Niña conditions or during a transition to La Niña. The only blooms that occurred in El Niño conditions were originated by *Leptocylindrus minimus*, *Pseudo-nitzschia psedodelicatissima*, *Pseu-*

do-nitzschia subfraudulenta, and Skeletonema tropicum. After recording the dates of the dinoflagellate blooms on the graph of temperature anomalies, we found that most occurred in La Niña conditions, although Akashiwo sanguinea, Dinophysis caudata, Prorocentrum gracile, Prorocentrum koreanum. Scrippsiella acuminata, and Tripos balechii bloom during El Niño conditions.

WAH Blooms

The *Karenia longicanalis* bloom reached a significant cell density of 72.6×10^3 cells L⁻¹, but was classified as WAH, because it did not produce any apparent damage in Acapulco. This agrees with the observation of the bloom of this species in Hong Kong during May 1998 that was also not harmful and characterized as a non-producing species of brevetoxins (PbTx) (Yang et al., 2001). We note the density values found by Gárate-Lizárraga et al. (2016) for the bloom of *Karenia* sp. and Kareniaceae cf. *Takayama* in February 2012 and December 2007, with 88×10^6 and 13×10^7 cells L⁻¹, respectively. These data seem to be overvalued because these species are relatively large (ca. $40 \mu m$) and authors such as Yang et al. (2001) report densities of up to 180×10^3 cells L⁻¹ in massive blooms of *K. longicanalis* in China.

Prorocentrum gracile and Protoperidinium divergens classified as WAH were considered innocuous in spite of registering high relative abundance values (80%), because in the literature they have never been identified as producing toxins or causing anoxia.

Harmful blooms

The bloom of *Levanderina fissa* had high densities (2.1 \times 10⁶cells L⁻¹) in Acapulco (January 2012); however, it was not considered a HAB producer at that time because its densities must exceed 13 \times 10⁶cells L⁻¹ to produce anoxia (Jiménez, 1993). Additionally, the maximum density recorded in Acapulco by *Noctiluca scintillans* did not appear to be very high (603 \times 10³cells L⁻¹), although it could have a negative effect on the environment, because its density exceeded the value of 500 \times 10³cells L⁻¹ reported by Adnan (1989) to cause massive mortality of marine or-

ganisms. This species causes damage because it increases the ammonium concentrations in the water and reduces the O_2 for its heterotrophic metabolism. All blooms can cause oxygen depletion when they decay because of decomposition of dead cells by bacteria.

Blooms of Prorocentrum koreanum (usually identified as P. micans Ehrenb.) showed that it was only relatively abundant (>80%). It was not possible to evaluate the risk of outbreak produced by this species in Acapulco, since harmful effects are mentioned when their densities are higher than 1×10^6 cells L⁻¹. Provocentrum koreanum was recently identified as a distinct species from populations of Prorocentrum micans, both by molecular techniques (secuences of ITS) and morphological features such as pattern of pores of trichocysts on valves and periflagellar platelets (Han et al., 2016). Since all the reports in Acapulco relating to these taxa have been named P. micans, it would first be necessary to identify the Acapulco specimens properly to know if both species are present and which taxa produces the blooms and whether that species is harmful or not.

Scrippsiella acuminata is a species that frequently produces blooms that had been considered non-toxic or harmful, with only an old report that indicated it caused anoxia (Whitelegge, 1891). Recently, however, it has been found that even at low densities (1 × 10⁴cells L⁻¹) it affects larvae of bivalve mollusks, because it prevents their feeding (Tang and Glober, 2012). In October 2009 in Acapulco, abundance far surpassed (121 × 10³cells L⁻¹) these density values and since there are bivalve banks on the rocky shores of the bay, it is possible that this species could have a negative effect on these benthic communities.

Within the species of *Tripos* (= *Ceratium*) bloom producers, we recorded two in Acapulco (*Tripos furca*, *Tripos balechii* f. *balechii* and *Tripos balechii* f. *longus*). *Tripos furca* has been mentioned as a noxious species affecting fish either by anoxia or by increasing ammonium concentrations (Matthews and Pitcher, 1996; Orellana-Cepeda et al., 2004); however, in Acapulco this species did not reach the densities (1 × 10⁷cells L⁻¹) mentioned

in those references that are necessary to produce harmful effects. Nevertheless, T. balechii in Acapulco reached densities of up to 12 × 10⁶ cells L⁻¹ (Gárate-Lizárraga et al., 2016), which is considered a risk to benthic invertebrates because at St. Helena Bay, Africa, massive lobster mortality has been reported with densities of 7.3 × 10⁶cells L⁻¹ (Pitcherd and Probyn, 2011). The density data of 400 × 10⁶ cells L⁻¹ recorded by Gárate-Lizárraga et al. (2016) during March 2012 may be incorrect, since the highest densities found by other authors on massive blooms are two orders of magnitude lower (Pitcherd and Probyn, 2011). Even in Mexico, the dense HAB of T. furca (a species of similar characteristics), that caused important harmful effects in the fauna of Baja California reported by Orellana et al. (2004), reached a maximum value of 1×10^6 cells L⁻¹.

Toxic Blooms

Unfortunately, in Acapulco it was not possible to evaluate the density of Akashiwo sanguinea blooms. However, during the event recorded in June 2003 it reached a relative abundance of 80%. The effects of this species that commonly forms red tides are contradictory in literature; older citations refer to it as toxic for mollusk larvae and adults and even fish (Nightingale, 1936; Tindall et al., 1984; Carlson and Tindall, 1985; Shumway, 1990). Landsberg (2002) points out that it is a producer of ROS, and Cortés-Altamirano and Hernández-Becerril (1998) maintain that it is a producer of PSP; both affirmations, however, seem to be erroneous. Other authors mention that Akashiwo sanguinea is not really toxic, but causes anoxia that can kill marine fish and invertebrates (Horner et al., 1997). The most modern references show that this species exhibits toxicity only to the larvae and embryos of abalone (Botes et al., 2003); relatively low densities of this species $(3.1 \times 10^5 \text{cells L}^{-1})$ cause 50% larvae mortality. Furthermore, it has been reported that this species has caused seabird deaths on the Pacific coast of the USA (Monterrey, California, and Oregon) at densities of 4 × 10⁵cells L⁻¹ (Jessup et al., 2009; Du et al., 2011). The mortality is not due to a toxin but to a mechanism of sapon-



ification, produced by yellowish green foam that acts as a surfactant, stripping the oils from seabird feathers and causing death from hypothermia (Jessup et al., 2009).

Several blooms of *Margalefidinium polykrikoides* were found in Acapulco with maximum densities of 28.1 × 10⁶cells L⁻¹ and 82% relative abundance. This species is characterized as ichthyotoxic with negative effects on fish from 2.7 × 10⁶cells L⁻¹ (Whyte et al., 2001). Massive fish mortalities have already been reported at sites along the Mexican Pacific: in Bahía de La Paz with densities of 7 × 10⁶cells L⁻¹ (Gárate-Lizárraga et al., 2004) and in Bahía de Banderas with densities of 10.8 × 10⁶cells L⁻¹(Cortés-Lara et al., 2004). However, in Acapulco there has been no mortality of fish related to these blooms, probably because there are no feed cages for fish.

There are reports that Margalefidinium polykrikoides presents multiple ecophysiological attributes that allow it to develop in a variety of environmental conditions (e.g., eurythermal and euryhaline, withstand surface water photoinhibition, a mixotrophic diet combining phagotrophy and osmotrophy, and ability to use different sources of nitrogen) (Lee et al., 2001; Park et al., 2001; Kudela and Glober, 2012). Additionally, the species has multiple mechanisms that damage organisms of the aquatic community and different toxic agents (neurotoxic, hemolytic, hemagglutinationand zincbound PSP) (Onoue and Nozawa, 1989a, b), that also produces superoxide anions (O2-*), hydrogen peroxide (H₂O₂) that caused lipid peroxidation that kill fish, and secreted cytotoxic agents and mucus substances (polysaccharides) that cause fish to die (Kim et al., 2001). Toxins of Margalefidinium can target a broad range of organisms and tissue types. The most vulnerable are the smallest individuals and larvae of fish, shellfish, and plankton. The Margalefidinium HAB can last for long periods because it reduces grazing; their toxins cause the decrease of predators by producing the death of filtering bivalves and planctophagous fish. In addition, they have allelopathic effects that causes the decrease of several competing phytoplanktonic species facilitating the initiation of blooms (Kudela and Gobler, 2012).

In the case of the *Dinophysis caudata* bloom, there was no positive relationship between the density and relative abundance (RA). Hence, in the samples where D. *caudata* was present, it only reached less than 2% of RA (Table 4); however, it appears on the list of species that formed blooms in Acapulco, due to its cellular densities $(4.2 \times 10^3 - 11.1 \times 10^3 \text{cells L}^{-1})$, which exceeded the density of $1.8 \times 10^2 - 1 \times 10^3 \text{cells L}^{-1}$, indicated by Reguera (2002) and Reguera et al. (2014), to consider a HAB of *Dinophysis* spp.

Although the density values of *Lingulodinium* polyedra measured in the bloom of March 2014 may seem low, the species was considered as a HAB, based on the criterion set out by Paz et al. (2008) who consider that this species produces HAB when its densities are greater than 1×10^3 cells L⁻¹.

Harmful algal blooms (HAB)

Although *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* is not the most frequent species within toxic dinoflagellate species, due to the levels of toxicity that are produced in mollusks, is the most important species in terms of HABs in Acapulco, and fortunately it is sporadic. In the last 25 years (1989-2015), it has produced five HABs in the southern region of Mexican Pacific (MP) of which only three had an impact in Acapulco (Table 6), with maximum densities of 1.4×10^6 cells L-1 and maximum concentrations of saxitoxins of 7309 µgSTXeq $100g^{-1}$ shellfish.

Seventy six percent of the 17 HAB reported in Acapulco during 2000-2015 of the toxic species *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* and *Gymnodinium catenatum* occurred in La Niña conditions, according to the graph of temperature anomalies using the MEI values (Table 4). The Olmstead-Tukey Corner Test of Association showed that the relation of the occurrence of the HAB with La Niña was significant for both species when the water temperature of the surface decreases. In the case of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*, these results seem to contradict those of Maclean (1989) who points out a relation of the occurrence of HAB in the western Pacific with El Niño conditions. Without excep-

tion, all dates on which the species produced HAB in the Mexican Pacific have coincided with La Niña conditions. This was confirmed by the palynological study of Sánchez-Cabeza et al. (2012) that included a long-time series (from 1938 to 2010) and found a positive correlation between the decrease in the water surface temperature and the flow of sedimented cysts. Another interesting aspect found by the same authors is that HAB development of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* correlates with rainfall conditions that exceed a monthly average of 400 mm. The monthly average recorded in the rainy season of 2010 when an important HAB of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* occurred in Acapulco was exceeded, reaching about 500 mm in August (Meave-del Castillo et al., 2012).

According to Usup et al. (2012), *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* is not a good competitor for resources and in order to grow requires terrigenous supplements such as selenium that is introduced to the marine system by temporary drainage during rainfalls. This fact, together with the qualities of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*, i.e., eurythermal (20-36 °C) and euryhaline (24.7-38.5), probably allowed the development of the HAB in the bay (Usup et al., 2012). Another factor that could favor this HAB is the predominant nitrogen source, given that *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* prefers the nitrate and has a low ammonium tolerance, and the oxygen conditions in Acapulco (=5.96 mg L⁻¹) favor the predominance of oxidized forms of nitrogen (NO₂+NO₃).

HAB of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* match with the observations of other authors who have evaluated HABs of this species through their sedimented cysts (Flores-Trujillo et al., 2009).

The first *Gymnodinium catenatum* HAB reported for the Mexican Pacific (MP) occurred on the Gulf of California in April 1979 (Mee et al., 1986), also during La Niña conditions. Additionally, some observations indicate that a negative rate of temperature change favors the bloom of this species in Acapulco (Meave del Castillo and Zamudio-Resendiz, 2014).

In July 2010, Gymnodinium catenatum appeared along with P. bahamense var. compressum but in low concentrations (1.7 × 10³ cells L⁻¹); later, in November, G. catenatum increased, reaching concentrations of 38.3 × 10³cells L⁻¹. Hallegraeff et al. (2012) indicate that G. catenatum prefers ammonium as a source of nitrogen. Generally in Acapulco, the forms of nitrogen oxidized with respect to ammonium predominate; however, at the end of the year and the start of the following year (during the dry-cold season), ammonium increases and reaches maximum values of 33.42 μM, since the average annual value in the bay is $2.44 \mu M$. A relationship of increased toxicity has been found when G. catenatum consumes ammonium as a nitrogen source (Flynn et al., 1996), so a G. catenatum HAB that occurs in Acapulco from October to January may be more harmful due to an increase in its toxicity, as shown in Table 6.

Since Acapulco Bay is located in a tropical zone, changes in water temperature due to the ENSO do not vary drastically compared to "normal" years. For this reason, we assume that the HABs that occur in Acapulco in El Niño conditions are more influenced by the greater precipitation that comes under these conditions than merely by higher temperatures. This factor should be considered with the fact that torrential rains influence the nutrient concentration of the water column due to the terrigenous elements carried by the run-off from the mountains to the bay. Surely this is the reason why certain diatoms (Table 3) (Hemiaulus hauckii, Leptocylindrus danicus, Pseudo-nitzschia seriata, and other dinoflagellates (Table 4) (Akashiwo sanguinea, Margalefidinium polykrikoides, Prorocentrum gracile, P. koreanum, Scrippsiella acuminata, and Tripos balechii, which bloom under El Niño conditions, were present only during the rainy season. This demonstrates that in tropical marine oligo-mesotrophic areas such as Acapulco Bay, where several species compete for resources, harmful species may find a window of opportunity to bloom at any time; however, this may be masked because the high species richness decreases the abundance (absolute and relative) of the noxious species.



Table 7 shows 52 potential HAB-forming species, of which the most important to monitor are *Alexandrium* and *Pseudo-nitzschia*, since the low values of phosphorus and the availability of inorganic nitrogen compounds in Acapulco would favor such species. Some reports indicate that deficiencies in inorganic P and increased availability of organic N enhance the toxicity in *Alexandrium* (Matsuda et al., 1996). Moreover the decrease of phosphorus and silica increase the content of domoic acid in *Pseudo-nitzschia* (Anderson et al., 2009).

Given that the density values of the bloom-forming species in Acapulco, reported by Gárate-Lizárraga et al. (2016), are much higher than those found on similar dates by the authors of this study, by even a one, two or three order of magnitude, we consider that it is important to perform an intercalibration of methods to discard possible errors.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Both authors realized the collections and identification of algae. MEZR quantified the samples by Utermöhl method and developed the photographic plates and tables. MEMC drafted the manuscript. Both authors contributed to the discussion, review and approval of the final manuscript.

FUNDING

The Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) granted the financial support to develop the project "Diversity and dynamics of marine phytoplankton in Acapulco Bay, Guerrero" (HJ014).

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank the Laboratory of Coastal Ecosystems of the Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, especially Francisco Varona, and Erick Ponce Manjarrez for assistance in the evaluation of water nutrients and phytoplankton biomass from Acapulco Bay. To Manuel A. Castillo Rivera for advicing on statistical analysis, José Sepúlveda Sánchez, for providing guidance during SEM manipulation. We thank Karen Steidinger for reviewing the paper. We also sincerely thank Saúl

López Silva and Elizabeth Godoy Galeana, ex-Director and Director of the Laboratorio Estatal de Salud Pública del Estado de Guerrero (LESP-GRO.), and Celso Barrila Álvarez, Director of the Facultad de Ecología Marina de la Universidad Autónoma del Estado de Guerrero, for the loan of motor boats to carry out the sampling during the study.

LITERATURE CITED

- Adnan, Q. 1989. Red tides due to *Noctiluca scintillans* (MacCartney) Ehrenb. and mass mortality of fish in Jakarta Bay. In: Okaichi, T., D. M. Anderson and T. Nemoto (eds.). Red tides, Biology, Environmental Science and Toxicology. Elsevier. New York, USA. Pp. 53-55.
- Akselman, R. and S. Fraga. 2016. Other Gonyaulacales. In: Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath, M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).
- Anderson, D. M. 2007. The ecology and oceanography of harmful algal blooms: multidisciplinary approaches to research and management. Intergovernmental Oceanographic Commission Technical Series 74: 1-28.
- Anderson, C. R., D. A. Siegel, R. M. Kudela and M. A. Brzezinski. 2009. Empirical models of toxigenic *Pseudonitzschia* blooms: Potential use as a remote detection toll in the Santa Barbara Channel. Harmful Algae 8(3): 478-492. DOI: https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.10.005
- Azanza, M. P. V., R. V. Azanza, V. M. D. Vargas and C. T. Hedreyda. 2006. Bacterial endosymbionts of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*. Microbial Ecology 52(4): 756-764. DOI: https://doi.org/10.1007/s00248-006-9128-7
- Balech, E. 2002. Dinoflagelados tecados tóxicos en el Cono Sur Americano. In: Sar, E. A., M. E. Ferrario and B. Reguera (eds.). Floraciones algales nocivas en el Cono Sur Americano. Instituto Español de Oceanografía. Madrid, España. Pp. 123-144.

- Bates, S. S., D. L. Garrison and R. Horner. 1998. Bloom dynamics and physiology of Domoic-Acid-Producing *Pseudo-nitzschia* species. In: Anderson, D. M., A. D. Cembella and G. M. Hallegraeff (eds.). Physiological ecology of harmful algal blooms. Springer-Verlag. Heidelberg, Germany. Pp. 267-292.
- Bolongaro, A. (coord.). 2014. Sección II Vulnerabilidad del destino turístico Acapulco. Estudio de la vulnerabilidad y programa de adaptación ante la variabilidad climática y el cambio climático en diez destinos turísticos estratégicos, así como propuesta de un sistema de alerta temprana a eventos hidrometeorológicos extremos. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Secretraria de Turismo. Cuernavaca, Morelos, México. Pp. 1-31. http://www.sectur.gob.mx/wp-content/uploads/2014/09/SECCION-II.-ACAPULCO.pdf (consulted April, 2017).
- Boltovskoy, A. 1995. Técnicas en microscopía electrónica de barrido: aplicación a las microalgas. In: Alveal, K., M. E. Ferrario, C. E. Oliveira and E. Sar (eds.). Manual de Métodos Ficológicos. Anibal Pinto, S.A. Concepción, Chile. Pp. 119-138.
- Botes, L., A. J. Smit and P. A. Cook. 2003. The potential threat of algal blooms to the abalone (*Haliotis midae*) mariculature industry situated around the South African coast. Harmful Algae 2: 247-259. DOI: https://doi.org/10.1016/s1568-9883(03)00044-1
- Bustamante-Gil, C. 2011. Variación espacial y temporal de los dinoflagelados marinos (Dinophyta) en La Bahía de Acapulco en diferentes épocas de año. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F., México. 106 pp.
- Cabrera-Mancilla, E., C. Ramírez-Camarena, L. Muñoz-Cabrera and A. Monreal-Prado. 2000. Primer registro de *Gymnodinium catenatum* Graham (Gymnodiniaceae) como causante de marea roja en La Bahía de Acapulco Gro., México. In: Ríos-Jara, E., E. Juárez-Castillo, M. Pérez-Peña, E. López-Uriarte, E. G. Robles-Jarero, D. U. Hernández-Becerril and M. Silva-Briano (eds.). Estudios sobre plancton en México y el Caribe. Sociedad Mexicana de Planctonología y Universidad de Guadalajara. México, D.F., México. Pp. 86-86.

- Carlson, R. D. and D. R. Tindall. 1985. Distribution and periodicity of toxic dinoflagellates in the Virgin Islands. In: Anderson, D. M., A. W. White and D. G. Baden (eds.). Toxic dinoflagellates. Elsevier. New York, USA. Pp. 171-176.
- COFEPRIS. 2010. Informe de Presencia de Marea Roja en Costas Nacionales durante 2010. Comisión Federal de Protección contra Riesgos Sanitarios. México. http://www.cofepris.gob.mx/AZ/Documents/MareaRoja/FAN2010.pdf (consulted April, 2016).
- Corrales, R. A. and J. L. Maclean. 1995. Impacts of harmful algae on sea farming in the Asia-Pacific areas. Journal of Applied Phycology 7(2): 151-162. DOI: https://doi.org/10.1007/bf00693062
- Cortés-Altamirano, R. and D. U. Hernández-Becerril. 1998. Especies responsables y probables de mareas rojas. In: Cortes-Altamirano, R. (ed.). Las mareas rojas. AGT editor, S.A. México, D.F., México. Pp. 43-80.
- Cortés-Altamirano, R., L. Muñoz-Cabrera and O. Sotomayor-Navarro. 1993. Envenenamiento paralítico por marisco (PSP), causado por el dinoflagelado *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* en la costa suroeste de México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología 20(1): 43-54.
- Cortés-Lara, M. C., R. Cortés-Altamirano and A. P. Sierra-Beltrán. 2004. Presencia de *Cochlodinium catenatum* (Gymnodiniales: Gymnodiniaceae) en mareas rojas de Bahía de Banderas, Pacífico mexicano. Revista de Biología Tropical 52(Suppl. 1): 35-49.
- Díaz-Ortiz, J. A., B. Pérez-Cruz, R. Valdovinos-Sánchez, M. A. Alarcón-Romero, S. López-Silva, L. Chávez-Almazán and J. L. García-Barbosa. 2010. Registro histórico de marea roja en la Bahía de Acapulco de 1992 a 2010. Red Sanitaria 7: 1-4.
- Dionni, G. W. and R. A. Romo. 1984. Estudio de las corrientes en primavera y verano de la Bahía de Acapulco. Centro de Estudios Ecológicos, Secretaria de Hacienda y Recursos Hidraulicos (SARH). México, D.F., México. 30 pp.
- Du, X., W. Peterson, A. McCulloch and G. Liu. 2011. An unusual bloom of the dinoflagellate *Akashiwo sanguinea* off the central Oregon, USA, coast in autumn 2009. Harmful



- Algae 10(6): 784-793. DOI: https://doi.org/10.1016/j. hal.2011.06.011
- Edler, L. and M. Elbrächter. 2010. The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis. In: Karson, B., C. Cusack and E. Bresnan (eds.). Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). París, France. Pp. 13-20.
- Eilertsen, H. C. and J. Raa. 1995. Toxins in seawater produced by a common phytoplankter *Phaeocystis pouchetii*. Journal of Marine Biotechnology 3(1): 115-119.
- Flores-Trujillo, J. G., J. Helenes, J. C. Herguera and E. Orellana-Cepeda. 2009. Palynological record (1483-1994) of *Gymnodinium catenatum* in Pescadero Basin, southern Gulf of California, Mexico. Marine Micropaleontology 73(1-2): 80-89. DOI: https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2009.06.009
- Flynn, K. J., K. Flynn, E. H. John, B. Reguera, M. I. Reyero and J. M. Franco. 1996. Changes in toxins, intracellular and dissolved free amino acids of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in response to change in organic nutrients and salinity. Journal of Plankton Research 18(11): 2093-2111. DOI: https://doi.org/10.1093/plankt/18.11.2093
- Fowler, N., C. Tomas, D. Baden, L. Campbell and A. Bourdelais. 2015. Chemical analysis of *Karenia papilionacea*. Toxicon 101: 85-91. DOI: https://doi.org/10.1016/j. toxicon.2015.05.007
- Fraga, S. 2016. Alexandrium & Pyrodinium. In: Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath, M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO)-Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).
- Fryxell, G. A. and G. R. Hasle. 2003. Taxonomy of harmful diatoms. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson and A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). París, France. Pp. 465-510.

- Gárate-Lizárraga, I., D. J. López-Cortes, J. J. Bustillos-Guzmán and F. Hernández-Sandoval. 2004. Blooms of *Cochlodinium polykrikoides* (Gymnodiniaceae) in the Gulf of California, Mexico. Revista de Biología Tropical 52(suppl. 1): 51-58.
- Gárate-Lizárraga, I., J. A. Díaz-Ortiz, M. Alarcón-Tacuba, B. Pérez-Cruz, A. Torres-Jaramillo, M. A. Alarcón-Romero and S. López-Silva. 2007. Paralytic shellfish toxin marine mollusks from the Southwestern region of the Mexican coasts (1992-2006). 40th Annual Meeting of the Western Society of Malacologists. La Paz, México. Pp. 50-51.
- Gárate-Lizárraga, I., J. A. Díaz-Ortiz, B. Pérez-Cruz, M. Alarcón-Tacuba, A. Torres-Jaramillo, M. A. Alarcón-Romero and S. López-Silva. 2009. *Cochlodinium polykrikoides* and *Gymnodinium catenatum* in Bahía de Acapulco, Mexico (2005-2008). Harmful Algae News 40: 8-9.
- Gárate-Lizárraga, I., B. Pérez-Cruz, J. A. Díaz-Ortiz, M. Alarcón-Tacuba, L. A. Chávez-Almazán, M. A. Alarcón-Romero, S. López-Silva, J. J. Bustillos-Guzmán and S. Licea-Durán. 2012. Toxicity and paralytic toxin profile in *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* and violet oyster in Bahía de Acapulco, Guerrero, Mexico. Harmful Algae News 45: 2-3.
- Gárate-Lizárraga, I., B. Pérez-Cruz, J. A. Díaz-Ortiz, Y. B. Okolodkov and S. López-Silva. 2016. Florecimientos algales nocivos en las aguas costeras del estado de Guerrero, México. In: García-Mendoza, E., S. I. Quijano-Scheggia, A. Olivos-Ortiz and E. J. Núñez-Vázquez (eds.). Florecimientos algales nocivos en México. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. Pp. 228-241.
- González-Rivas, D. A. 2014. Estudio de diatomeas de la clase Bacillariophyceae de la Bahía de Acapulco. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 137 pp.
- Guidi-Rontani, C., U. Maheswari, K. Jabbari and C. Bowler. 2010. Comparative ecophysiology and genomics of the toxic unicelular algal *Fibrocapsa japonica*. New Phytologist 185(2): 446-458. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03074.x

- Hallegraeff, G. M. 2010. Ocean Climate Change, Phytoplankton community responses, and Harmful Algal Blooms: a formidable predictive challenge. Journal of Phycology 46(2): 220-235. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00815.x
- Hallegraeff, G. M., S. I. Blackburn, M. A. Doblin and C. J. S. Bolch. 2012. Global toxicology, ecophysiology and population relationships of the chainforming PST dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. Harmful Algae 14: 130-143. DOI: https://doi.org/10.1016/j. hal.2011.10.018
- Hallegraeff, G. M. and Y. Hara. 2003. Taxonomy of harmful marine Raphidophytas. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson and A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). París, France. Pp. 511-522.
- Han, M. S., P. Wang, J. H. Kim, S. Y. Cho, B. S. Park, J. H. Kim, T. Katano and B. H. Kim. 2016. Morphological and molecular phylogenetic position of *Prorocentrum micans* sensu stricto and description of *Prorocentrum koreanum* sp. nov. from Southerns coastal waters in Korea and Japan. Protist 167(1): 32-50. DOI: https://doi.org/10.1016/j. protis.2015.12.001
- Hansen, G. 2016. Gymnodiniales. In: Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath, M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).
- Hansen, E., A. Ernstsen and H. C. Eilertsen. 2004. Isolation and characterization of a cytotoxic polyunsaturated aldehyde from the marine phytoplankter *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim. Toxicology 199(2-3): 207-217. DOI: https://doi.org/10.1016/j.tox.2004.02.026
- Hoppenrath, M. and M. Elbraechter. 2016. Prorocentrales. In:
 Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath,
 M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and
 A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic

- Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).
- Horner, R. A., D. L. Garrison and F. G. Plumley. 1997. Harmful algal blooms and red tide problems on the U.S. west coast. Limnology and Oceanography 45(5, part 2): 1076-1088. DOI: https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5 part 2.1076
- Hsia, M. H., S. L. Morton, L. L. Smith, K. R. Beauchesne,
 K. M. Huincik and P. D. R. Moeller. 2006. Production of goniodomin A by the planktonic, chain-forming dinoflagellate *Alexandrium monilatum* (Howell) Balech isolated from the Gulf Coast of the United States. Harmful Algae 5(3): 290-299. DOI: https://doi.org/10.1016/j. hal.2005.08.004
- Jessup, D. A., M. A. Miller, J. P. Ryan, H. M. Nevins, H. A. Kerkering, A. Mekebri, D. B. Crane, T. A. Johnson and R. M. Kudela. 2009. Mass stranding of marine birds caused by a Surfactant-producing red tide. PLos ONE 4(2): e4550.
 DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004550
- Jiménez, R. 1993. Ecological factors related to *Gyrodinium instriatum* bloom in the inner estuary of the Gulf of Guayaquil. In: Smayda, T. J. and Y. Shimizu (eds.). Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea. Proceedings of the 5th International Conference on Toxic Marine Phytoplankton. Elsevier. Amsterdam, Netherlands. Pp. 257-262.
- Kim, C. S., S. G. Lee, H. G. Kim and J. S. Lee. 2001. Screening for toxic compounds in the Red Tide Dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides*: Is it toxic plankton? Algae 16(4): 457-462.
- Klause, W. 2016. Extended Multivariate ENSO Index (MEI. ext). Earth System Research Laboratory. Physical Sciences Division. NOAA. www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei.ext/#Home (consulted November, 2017)
- Kudela, R. M. and C. J. Glober. 2012. Harmful dinoflagellate blooms caused by *Cochlodinium* sp.: Global expansion and ecological strategies facilitating bloom formation. Harmful Algae 14: 71-86. DOI: https://doi.org/10.1016/j. hal.2011.10.015
- La Barbera-Sánchez, A. S. 1991. Mussel toxicity caused by red tide of *Noctiluca scintillans* in Punta Patilla Bay, Sucre State, Venezuela. Red Tide Newlsett 4(2-3): 1.



- Landsberg, J. H. 2002. The effects of Harmful Algal Blooms on Aquatic Organisms. Reviews in Fisheries Science 10(2): 113-390. DOI: https://doi.org/10.1080/20026491051695
- Lee, C. K., H. C. Kim, S. G. Lee, C. S. Jung, H. G. Kim and W. A. Lim. 2001. Abundance of harmful algae, *Cochlodinium polykrikoides, Gyrodinium impudicum* and *Gymnodinium catenatum* in the coastal area of South Sea of Korea and their effects of temperature, salinity, irradiance and nutrient on the growth in culture. The Korean Society of Fisheries and Aquatic Science 34(5): 536-544.
- Lefebvre, K. A., M. W. Silver, S. L. Coale and R. S. Tjeerdema. 2002. Domoic acid in planktivorous fish in relation to toxic *Pseudo-nitzschia* cell densities. Marine Biology 140(3): 625-631. DOI: https://doi.org/10.1007/s00227-001-0713-5
- Licea, S., A. Navarrete, J. Bustillos and B. Martínez. 2008. Monitoring a Bloom of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* in the El Salvador and the southern coast of Mexico (November 2005-March 2006). In: Moestrup, Ø. (ed.). Proceedings of the 12th International Conference on Harmful Algae. International Society for the Study of Harmful Algae. Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). París, France. Pp. 86-89.
- Lorrain, A., Y. M. Paulet, L. Chauvaud, N. Savoye, E. Nézan and L. Guérin. 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatoms blooms. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 80(4): 667-673. DOI: https://doi.org/10.1017/s0025315400002496
- Lundholm, N. 2016. Bacillariophyceae. In: Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath, M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).
- Maclean, J. L. 1989. Indo-Pacific Red Tides, 1985-1988. Marine Pollution Bulletin 20(7): 304-310. https://doi.org/10.1016/0025-326X(89)90152-5

- Matsuda, A., T. Nishijima and K. Fukami. 1996. Effects of nitrogen deficiency on the PSP production by *Alexandrium catenella* under axenic cultures. In: Yasumoto, T., Y. Oshida and Y. Fukuyo (eds.). Harmful and toxic Algal Blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). París, France. Pp. 305-308.
- Matthews, S. G. and G. C. Pitcher. 1996. Worst recorded marine mortality on the South African coast. In: Yasumoto, T., Y. Oshida and Y. Fukuyo (eds.). Harmful and toxic Algal Blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). París, France. Pp. 89-92.
- Mayo-Vera, A. B. 2004. Estudio Ambiental de la bahía de Acapulco, Guerrero. Tesis de licenciatura. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 76 pp.
- Meave del Castillo, M. E. 2012. Diversidad y dinámica del fitoplancton marino en la bahía de Acapulco, Guerrero. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa. Informe final Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, proyecto No. HJ014. México, D.F., México.
- Meave del Castillo, M. E. and M. E. Zamudio-Resendiz. 2013. Efecto del ENOS en la ocurrencia de dinoflagelado *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* en la región del Pacífico tropical mexicano. In: Gúzman Hernández, T. J. (ed.). Resúmenes VII Congreso de la Red Latinoamericana de Ciencias Ambientales. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Alajuela, Costa Rica. Pp. 182-183.
- Meave del Castillo, M. E. and M. E. Zamudio-Resendiz. 2014. Co-occurrence of toxic dinoflagellates *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* and *Gymnodinium catenatum* in Acapulco Bay, Mexico. In: Kim, H. G., B. Reguera, G. H. Hallegraeff, C. K. Lee, M. S. Han and J. K. Choi (eds.). Harmful Algae 2012, Proceedings of the 15th International Conference on Harmful Algae. International Society for the Study of Harmful Algae. Busan, Korea. Pp. 112-115.

- Meave del Castillo, M. E., R. S. Rodríguez-Salvador and M. Vargas-Montero. 2008. Blooms of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* along the Pacific Coast of Central America and southern Mexico. In: Moestrup, Ø. (ed.). Proceedings of the 12th International Conference on Harmful Algae. International Society for the Study of Harmful Algae and Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). Copenhagen, Denmark. Pp. 212-215.
- Meave-del Castillo, M. E., M. E. Zamudio-Resendiz and M. A. Castillo Rivera. 2012. Riqueza fitoplanctónica de la Bahía de Acapulco y zona costera aledaña, Guerrero, México. Acta Botanica Mexicana 100: 405-487. DOI: https://doi.org/10.21829/abm100.2012.41
- Mee, L. D., M. Espinosa and G. Díaz. 1986. Paralytic shellfish poisoning with *Gymnodinium catenatum* red tide on the Pacific coast of Mexico. Marine Environmental Research 19(1): 77-92. DOI: https://doi.org/10.1016/0141-1136(86)90040-1
- Merino-Virgilio, F. C., Y. B. Okolodkov, A. C. Aguilar-Trejo,
 I. Osorio-Moreno, E. Luc and J. A. Herrera-Silverira.
 2014. Florecimientos de *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae) en el norte de Yucatán (2001-2014).
 Resúmenes del XXI Congreso Nacional de Ciencia y Tecnología del Mar. México, D.F., México.
- Moestrup, Ø. 2016a. Haptophyta. In: Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath, M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).
- Moestrup, Ø. 2016b. Raphidophyceae. In: Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath, M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).

- Moreno-Díaz, G., A. A. Rojas-Herrera, J. González-González, J. Violante-González, J. L. Rosas-Acevedo and S. García-Ibañez. 2015. Temporal variation in the abundance and composition of phytoplankton species, collected with net in the Acapulco Bay, Mexico. Revista Bio Ciencias 3(2): 88-102.
- Negri, R. M. and D. Inza. 1998. Some potentially toxic species of *Pseudo-nitzschia* in the Argentina Sea (35°-39°S). In: Reguera, B., J. Blanco, M. Fernández and T. Wyatt (eds.). Harmful Algae, Proceedings of the 8th International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia & Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). Vigo, Spain. Pp. 84-85.
- Nightingale, W. H. 1936. Red water organisms: their occurrence and influence upon marine aquatic animals, with special reference to shellfish in waters of the Pacific coast. Argus Press, Seattle. Washington, USA. 24 pp.
- Olmstead, P. S. and J. W. Tukey. 1947. A corner test for association. Annals of Mathematical Statistics 18(4): 495-513. DOI: https://doi.org/10.1214/aoms/1177730341
- Onoue, Y. and K. Nozawa. 1989a. Separation of toxins from harmful red tides occurring along the coast of Kagoshima Prefecture. In: Okaichi, T., D. M. Anderson and T. Nemoto (eds.). Red Tides, Biology, Environmental Science and Toxicology. Elsevier. New York, USA. Pp. 371-374.
- Onoue, Y. and K. Nozawa. 1989b. Zinc-bound PSP toxins separated from *Cochlodinium* red tide. In: Natori, S., K. Hashimoto and Y. Ueno (eds.). Mycotoxins and Phycotoxins' 88. Elsevier. Amsterdam, Netherlands. Pp. 359-366.
- Orellana-Cepeda, E., E. Martínez-Romero, L. Muñoz-Cabrera, P. López-Ramírez, E. Cabrera-Mancilla and C. Ramírez-Camarena. 1998. Toxicity associated with blooms of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* in southwestern Mexico. In: Reguera, B., J. Blanco, M. Fernández and T. Wyatt (eds.). Harmful Algae, Proceedings of the 8th International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia & Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). Vigo, Spain. Pp. 60-63.



- Orellana-Cepeda, E., C. Granados-Machuca and J. Serrano-Esquer. 2004. *Ceratium furca*: One possible cause of mass mortality of cultures blue-fin tuna at Baja California, Mexico. In: Steidinger, K. A., J. Landsberg, C. R. Tomas and G. A. Vargo (eds.). Harmful Algae 2002. Proceedings of the 10th International Conference on Harmful Algae. Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Institute of Oceanography and Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). St Petersburg, USA. Pp. 514-516.
- Park, J. G., M. K. Jeong, J. A. Lee, K. J. Cho and O. S. Kwon. 2001. Diurnal vertical migration of a harmful dinoflagellate, *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae) during a red tide in coastal waters of Namhae Island, Korea. Phycologia 40(3): 292-297. DOI: https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-3-292.1
- Paz, B., A. H. Daranas, M. Norte, P. Riobó, J. M. Franco and J. J. Fernández. 2008. Yessotoxins, a group of marine polyether toxins: an overview. Marine Drugs 6(2): 73-102. DOI: https://doi.org/10.3390/md6020073
- Pérez-Cruz, B., J. A. Díaz-Ortiz, M. A. Mata-Díaz and I. Gárate-Lizárraga. 2014. Proliferación de Microalgas en las costas del Estado de Guerrero (diciembre 2013-abril 2014). Foro de Estudios sobre Guerrero 1(1): 413-417.
- Pérez-Cruz, B., M. A. Mata-Díaz, D. Garibo-Ruíz and J. A. Díaz-Ortíz. 2016. Evaluación de toxinas paralizantes (TP) durante cinco años (2010-2014) en Guerrero. Foro de Estudios sobre Guerrero 2(3): 23-27.
- Pinzón-Palma, E. A. 2015. Estudio Taxonómico y ecológico de los dinoflagelados planctónicos del Orden Peridiniales de la Bahía de Acapulco, con énfasis en las familias Diplopsaliaceae y Protoperidiniaceae. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F., México. 278 pp.
- Pitcherd, G. C. and T. A. Probyn. 2011. Anoxia in southern Benguela during the autumm of 2009 and its linkage to a bloom of the dinoflagellate *Ceratium balechii*. Harmful Algae 11: 23-32. DOI: https://doi.org/10.1016/j. hal.2011.07.001
- Proenza, L. A. O., M. S. Tamanaha and R. S. Fonseca. 2009. Screening the toxicity and toxin content of blooms

- of the Cyanobacterium *Trichodesmium erythraeum* (Ehrenberg) in Northeast Brazil. Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases 15(2): 204-215. DOI: https://doi.org/10.1590/s1678-91992009000200004
- Ramírez-Camarena, C., L. Muñoz-Cabrera, E. Cabrera-Mancilla, A. R. Castro-Ramos, P. López-Ramírez and E. Orellana-Cepeda. 1996. Identificación de la marea roja frente a la costa suroeste de México en oct-dic, 1995. I Reunión Internacional de Planctología y VIII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología. Pátzcuaro, México. p. 47.
- Ramírez-Camarena, C., A. Martínez-García, N. Juárez-Ruiz, R. Rojas-Crisóstomo and H. Ramírez-García. 2004. Impactos de *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* durante el florecimiento algal nocivo 2001-2002, en la costa suroeste de México. XIII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología, A.C. y VI Reunión Internacional de Planctología. Nuevo Vallarta, México. p. 62.
- Ramírez-Sáiz, J. M. 1987. Turismo y medio ambiente: El caso de Acapulco. Estudios Demográficos y Urbanos 2(3): 479-512.
- Reguera, B. 2002. Establecimiento de un programa de seguimiento de microalgas tóxicas. In: Sar, E. A., M. E. Ferrario and B. Reguera (eds.). Floraciones Algales Nocivas en el Cono Sur Americano. Instituto Español de Oceanografía. Pontevedra, España. Pp. 21-54.
- Reguera, B., P. Riobó, F. Rodríguez, P. A. Díaz, G. Pizarro, B. Paz, J. M. Franco and J. Blanco. 2014. *Dinophysis* toxins: Causative organism, distribution and fate in shellfish. Marine Drugs 12(12): 394-461. DOI: https://doi.org/10.3390/md12010394
- Reich, A., R. Lazensky, J. Faris, L. E. Fleming, B. Kirkpatrik, S. Watkins, S. Ullmann, K. Kohler and P. Hoagland. 2015. Assessing the impact of shellfish harvesting area closures on neurotoxic shellfish poisoning (NSP) incidence during red tide (*Karenia brevis*) blooms. Harmful Algae 43: 13-19. DOI: https://doi.org/10.1016/j.hal.2014.12.003
- Rojas-Herrera, A. A., J. Violante-González, V. M. G. Sevilla-Torres, J. S. Gil-Guerrero, P. Flores-Rodríguez and A.

- A. Rendón-Dircio. 2012a. Species composition and abundance of phytoplankton communities in Acapulco Bay, Mexico. International Research Journal of Microbiology 3(9): 307-316.
- Rojas-Herrera, A. A., J. Violante-González, S. García-Ibáñez, V. M. G. Sevilla-Torres, J. S. Gil-Guerrero and P. Flores-Rodríguez. 2012b. Temporal variation in the phytoplankton community of Acapulco Bay, Mexico. Microbiology Research 3(1): 13-19. DOI: https://doi.org/10.4081/mr.2012.e4
- Sampedro-Rosas, M. L., A. L. Juárez-López and J. L. Rosas-Acevedo. 2014. Estimación de la contaminación por desechos antropogénicos en cauces de la ciudad de Acapulco, Guerrero, México. Tlamati 5(1): 35-42.
- Sánchez-Cabeza, J. A., A. C. Ruiz-Fernández, A. de Vernal and M. L. Machain-Castillo. 2012. Reconstruction of *Pyrodinium* blooms in the tropical East Pacific (Mexico): are they related to ENSO? Environmental Science and Technology 46(12): 6830-6834. DOI: https://doi.org/10.1021/es204376e
- Savela, H., K. Harju, L. Spoof, E. Lindehoff, J. Meriluoto, M. Vehniäinen and A. Kremp. 2016. Quantity of the dinoflagellate *sxtA4* gene and cell density correlates with paralytic shellfish toxin production in *Alexandrium ostenfeldii* blooms. Harmful Algae 52: 1-10. DOI: https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.10.018
- Schoemann, V., S. Becquevort, J. Stefels, V. Roisseau and C. Lancelot. 2005. *Phaeocystis* blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review. Journal of Sea Research 53(1-2): 43-66. DOI: https://doi.org/10.1016/j. seares.2004.01.008
- Shamsudin, S., M. A. Awang, A. Ambak and A. Ibrahim. 1996. Dinoflagellate bloom in tropical fish ponds of coastal waters of the South China Sea. Environmental Monitoring and Assessment 40: 303-311.
- Shumway, S. E. 1990. A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture. Journal of the World Aquaculture Society 21: 65-104.
- Smayda, T. J. 1997. What is a bloom? A commentary. Limnology and Oceanography 42 (5, part 2): 1132-1136. DOI: https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1132

- SSA. 2001. Norma Oficial Mexicana de Emergencia NOM-EM-005-SSA1-2001. Salud Ambiental. Especificaciones sanitarias para el control de los moluscos bivalvos y otros moluscos expuestos a la marea roja. Criterios para proteger la salud de la población. Secretaría de Salud. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. http://www.salud.gob.mx/unidades/cdi/nom/em5ssa11.html
- Steel, R. G. D. and J. H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statisctics. A Biometrical Aproach. McGraw-Hill, Inc. New York, USA. 633 pp.
- Steidinger, K. A. 2009. Historical perspective on *Karenia brevis* red tide in the Gulf of Mexico. Harmful Algae 8(4): 549-561. DOI: https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.11.009
- Sunesen, I., A. Bárcena and E. A. Sar. 2009. Diatomeas potencialmente nocivas del golfo de San Matías (Argentina). Revista de Biología Marina y Oceanografía 44(1): 67-88. DOI: https://doi.org/10.4067/s0718-19572009000100007
- Tang, Y. Z. and C. J. Glober. 2012. Lethal effects of Northwest Atlantic Ocean isolates of the dinoflagellate, *Scrippsiella trochoide*a, on Eastern oyster (*Crassostrea virginica*) and Northern quahog (*Mercenaria mercenaria*) larvae. Marine Biology 159(1): 199-210. DOI: https://doi.org/10.1007/s00227-011-1800-x
- Taylor, F. J. R., Y. Fukuyo, J. Larsen and G. M. Hallegraeff. 2003.
 Taxonomy of harmful dinoflagellates. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson and A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). Landais, France. Pp. 389-431.
- Tesfay, A. H. 2011. Evolution of cell density and toxin production of a Harmful Algal Bloom species in marine microcosms. Master degree thesis. Faculty of Bioscience Engineering, Ghent University. Flandes, Belgium. 45 pp.
- Tindall, D. R., R. W. Dickey, R. D. Carlson and G. Morey-Gaines. 1984. Ciguatoxigenic dinoflagellates from the Caribbean Sea. In: Ragelis, E. P. (ed.). Seafood toxin. American Chemical Society Symposium Series 262: 225-240.
- Trainer, V. L., S. S. Bates, N. Lundholm, A. E. Thessen, W. P. Cochlan, N. G. Adams and C. G. Trick. 2012. *Pseudo-nitzschia* physiological ecology, phylogeny, toxicity,



- monitoring and impacts on ecosystems health. Harmful Algae: 14: 271-300. DOI: https://doi.org/10.1016/j. hal.2011.10.025
- Usup, G., A. Ahmad, K. Matzuoka, P. T. Lim and C. P. Leaw. 2012. Biology, ecology and bloom dynamics of the toxic marine dinoflagellate *Pyrodinium bahamense*. Harmful Algae 14: 301-312. DOI: https://doi.org/10.1016/j. hal.2011.10.026
- Varona-Cordero, F., M. E. Zamudio-Resendiz, R. I. Herrera-Moro Chao, F. Gutiérrez-Mendieta and M. E. Meave del Castillo. 2013. Estado trófico de la Bahía de Acapulco basado en la calidad de agua y fitoplancton. Resúmenes de IV Congreso Mexicano de Ecología 2013. Sociedad Científica Mexicana de Ecología. Villahermosa, México. p. 156.
- Villarreal, T. A., C. G. Brown, M. A. Brzesinski, J. W. Krause and C. Wilson. 2012. Summer Diatom blooms in the North Pacific Subtropical Gyre: 2008-2009. PLoS ONE 7(4): e33109. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033109
- Whitelegge, T. 1891. On the recent discoloration of the waters of Port Jackson. Records of the Australian Museum 1: 179-192.
- Whyte, J. N. C., N. Haigh, N. G. Ginther and L. J. Keddy. 2001. First record of blooms of *Cochlodinium* sp. (Gymnodiniales, Dinophyceae) causing mortality to aquaculture salmon on the west coast of Canada.

- Phycologia 40(3): 298-304. DOI: https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-3-298.1
- Yang, Z. B., I. J. Hodgkiss and G. Hansen. 2001. *Karenia longicanalis* sp. nov. (Dinophyceae): a new bloomforming species isolated from Hong Kong, May 1998. Botanica Marina 44(1): 67-74. DOI: https://doi.org/10.1515/bot.2001.009
- Zamudio-Resendiz, M. E., D. A. González-Rivas and M. E. Meave del Castillo. 2014. Evaluation of *Pseudo-nitzschia* spp. in a tropical bay of the Mexican Pacific. In: Kim, H. G., B. Reguera, G. M. Hallegraeff, C. K. Lee, M. S. Han and J. K. Choi (eds.). Harmful Algae 2012, Proceedings of the 15th International Conference on Harmful Algae. International Society for the Study of Harmful Algae. Busan, Korea. Pp. 33-36.
- Zhu, X. S., B. Yi, Y. H. Dong and L. F. Yang. 2004. A primary study on one of the "bilateral" red tide at Chi Bay of Pearl River Estuary. Marine Environmental Science 23(4): 41-44.
- Zingone, A. and J. Larsen 2016. Dinophysiales. In: Moestrup, Ø., R. Akselmann, S. Fraga, M. Hoppenrath, M. Iwataki, J. Komárek, J. Larsen, N. Lundholm and A. Zingone (eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. http://www.marinespecies.org/HAB (consulted November, 2016).

Ethnomedicinal plants used for the treatment of dermatological affections on the Purépecha Plateau, Michoacán, Mexico

Flora etnomedicinal utilizada para el tratamiento de afecciones dermatológicas en la Meseta Purépecha, Michoacán, México

Roberto Esquivel-García¹, Emmanuel Pérez-Calix², Alejandra Ochoa-Zarzosa³ Martha-Estrella García-Pérez^{1,4}

Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Químico Farmacobiología, Morelia, Michoacán, Mexico.

- 2 Instituto de Ecología, A.C., Red de Diversidad Biológica del Occidente Mexicano, Pátzcuaro, Michoacán, Mexico.
- 3 Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología-Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Tarímbaro, Michoacán, Mexico.
- 4 Author for correspondence: margarc@live.ca

Received: January 8, 2018. Reviewed: February 13, 2018. Accepted: April 24, 2018. Online first: August 8, 2018. Published: October 3, 2018.

To cite as:

Esquivel-García, R., E. Pérez-Calix, A. Ochoa-Zarzosa and M.-E. García-Pérez. 2018. Ethnomedicinal plants used for the treatment of dermatological affections on the Purépecha Plateau, Michoacán, Mexico. Acta Botanica Mexicana 125: 95-132. DOI: 10.21829/abm125.2018.1339

DOI:

10.21829/abm125.2018.1339

ABSTRACT:

Background and Aims: Inhabitants of the Purépecha Plateau preserve an excellent ancestral knowledge on medicinal plants used for dermatological affections, which has not been documented. An ethnopharmacological survey was carried out in this region to gather information on the use of medicinal plants and herbal preparations for treating dermatological affections, to disseminate the Purépecha indigenous knowledge and identifying promising plants for developing new formulations for cutaneous conditions. **Methods:** The study was conducted in the 21 municipalities that compose the Purépecha Plateau. A total of 86 local inhabitants (62 women and 24 men) were interviewed. The data were quantitatively analyzed through the determination of the use value, fidelity level and informant consensus factor.

Key results: A total of 97 plant species belonging to 47 families were documented for treating 19 dermatological conditions on the Purépecha Plateau. Asteraceae was the leading family among the collected medicinal plants (20.61%), followed by Lamiaceae (13.40%) and Solanaceae (5.15%). The largest number of plants was used for the treatment of cuts (40.20%), skin inflammation (37.11%) and rash (37.11%). The aerial parts were the most commonly used (34.75%). The medicinal plant species with larger use values were *Heterotheca inuloides* (0.53), *Aloe vera* (0.37) and *Oenothera rosea* (0.21). The comparison of results with ethnomedicinal literature worldwide revealed that 8.25% of plants used on the Purépecha Plateau were recorded for the first time for the treatment of dermatological affections.

Conclusions: This study provides new information on medicinal plants used on the Purépecha Plateau to treat cutaneous diseases. Future pharmacological and toxicological investigations are required to demonstrate the efficacy and safety of these species for treating dermatological affections.

Key words: dermatological diseases, ethnomedicine, herbal preparations, Purépecha, skin.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Los habitantes de la Meseta Purépecha conservan un excelente conocimiento ancestral sobre plantas medicinales utilizadas para tratar afecciones dermatológicas que no ha sido documentado. Un estudio etnofarmacológico fue realizado en esta región para recopilar información sobre el uso de plantas medicinales y preparaciones herbarias utilizadas en la zona para el tratamiento de afecciones dermatológicas, con el objetivo de difundir la medicina tradicional Purépecha e identificar plantas prometedoras en el desarrollo de tratamientos para afecciones cutáneas.

Métodos: El estudio se realizó en los 21 municipios que componen la Meseta Purépecha. Se entrevistó a un total de 86 habitantes locales (62 mujeres y 24 hombres). Los datos se analizaron cuantitativamente mediante la determinación del valor de uso, nivel de fidelidad y el factor de consenso informante.

Resultados clave: En total 97 especies de plantas pertenecientes a 47 familias fueron documentadas para el tratamiento de 19 afecciones dermatológicas en la Meseta Purépecha. Asteraceae fue la familia principal entre las plantas colectadas (20.61%), seguida de Lamiaceae (13.40%) y Solanaceae (5.15%). La mayor cantidad de plantas se utilizó para tratamiento de heridas (40.20%), inflamación de la piel (37.11%) y erupciones cutáneas (37.11%). La principal parte utilizada de la planta fue la aérea (34.75%). Las plantas medicinales con mayores valores de uso fueron *Heterotheca inuloides* (0.53), *Aloe vera* (0.37) y *Oenothera rosea* (0.21). La comparación de los resultados con la literatura etnomedicinal reveló que 8.25% de las plantas utilizadas en la Meseta Purépecha se registraron por primera vez para tratamiento de afecciones dermatológicas.

Conclusiones: Este estudio proporciona nueva información sobre plantas medicinales utilizadas en la Meseta Purépecha para tratamiento de enfermedades cutáneas. Se requieren futuras investigaciones farmacológicas y toxicológicas para demostrar la eficacia y seguridad de estas especies para el tratamiento de afecciones dermatológicas.

Palabras clave: enfermedades dermatológicas, etnomedicina, preparaciones herbarias, Purépecha, piel.

Introduction

Skin diseases have been considered as the fourth leading cause of nonfatal disease burden worldwide (Hay et al., 2014). These conditions are widespread, being one of the most prevalent and disabling diseases and a source of considerable loss of life quality of patients. In rural populations, they are supposed to be one of the most common ailments (Policepatel and Manikrao, 2013). Skin affections have been related to clinical depression, anxiety and suicidal ideation, which represent a major additional problem with a significant negative impact for health systems (Dalgard et al., 2015).

Although in Mexico there are no extensive studies about the prevalence of skin diseases, the main reasons for dermatological consultation in the country are related with acne vulgaris, followed by psoriasis and melasma (HGM-SSA, 2012). In rural zones, the most frequent skin diseases are parasitic, viral and fungal infections as well as dermatitis and eczema (Paek et al., 2012).

Low adherence to treatments has been described for skin ailments (Storm et al., 2008; Augustin et al., 2011). Consequently, people frequently use natural products, mainly in undeveloped areas in which traditional herbal medicines play an important role in the management of these conditions (Sharma et al., 2014). In addition, many dermatological diseases have no cure (psoriasis, melanoma, pemphigus, etc.), so it is important to identify promising plants used in traditional medical systems to develop new therapeutic candidates. The ethnomedical studies remain very important in the discovery of new drugs and in the development of improved herbal preparations for use by local people (Heinrich and Gibbons, 2001).

The state of Michoacán, bordered by the states of Colima, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, México and Guerrero is one of the regions of Mexico with the greatest diversity of plant species, many of which used for medicinal purposes (Medina, 2003). In pre-Hispanic times, this region was the home of the Purépecha Empire, which was centered on the Pátzcuaro lake basin. At that time, the Purépechas used copper agricultural tools in an exceptional way, compared to other Mesoamerican cultu-

res (Amézcua Luna and Sánchez Díaz, 2015). They had a social stratification represented by the king, followed by knights, priests, and communities of farmers, fishermen, artisans and merchants (Amézcua Luna and Sánchez Díaz, 2015). Nowadays, the Purépecha people live mostly in the highlands of Central Michoacán, with a very important number of them on the Purépecha Plateau. The Purépechas preserve their language, traditions and customs, including an excellent ancestral knowledge of medicinal plants to treat various human health problems (INEGI, 2004).

The Purépecha Plateau is a rich reservoir of biodiversity which includes woody and herbaceous plants, the most important belonging to the genera *Quercus* L., *Salvia* L., *Gnaphalium* L., *Senecio* L., *Eupatorium* L., *Bidens* L., *Tagetes* L., *Stevia* Cav., *Pinus* L., *Cirsium* Mill., *Adiantum* L. and *Dalea* L. (Bello-González et al., 2015). Today, the participation of traditional Purépecha therapists in health services in this region is very important, mainly in those places where the public health system is still deficient (BDMTM, 2009).

Despite the importance of folk medicine by Purépechas, no ethnopharmacological studies are available about the use of plants for the treatment of dermatological conditions by this population. Therefore, it is considered that the documentation of Purépecha ethnomedicinal knowledge is required to identify promising plants for developing new therapeutic candidates or improved herbal preparations in the future.

Keeping the previously mentioned facts in mind, the present study was undertaken to scientifically enumerate medicinal plants and herbal preparations used by inhabitants of the Purépecha Plateau for the treatment of dermatological affections. Additionally, the ethnomedicinal studies performed on these plants are discussed to know whether other communities worldwide use the plants here reported for treating skin conditions, to estimate the contribution of this investigation to the global ethnopharmacological knowledge. Additionally, this study allows for the identification of plants to treat skin pathologies, which opens new perspectives for performing future phytoche-



mical, toxicological and pharmacological investigations with extracts or pure compounds from natural origin.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The state of Michoacán, formally "Michoacán de Ocampo", is situated in the western part of Mexico between 20°23'27" and 17°53'50"N latitude; 100°03'32" and 103°44'49"W longitude, with a surface of 59,864 km², which represents 3.04% of the Mexican territory (Mercado-Vargas and Palmerín Cerna, 2012). The state is very rich in biological diversity with around 5000 plant species described, several of them with medicinal properties (Medina, 2003). Additionally, it possesses a unique cultural heritage regarding the use of different natural preparations for many illnesses.

The present study was conducted on the Purépecha Plateau, which is located in the central-northwestern part of Michoacán, belonging to the Trans-Mexican Volcanic Belt. The area includes mountains and volcanoes such as Paricutín, Tancítaro, San Marcos and Comburindos. Its height ranges from 1700 to 3200 m. The annual mean temperature varies from 12-18 °C, with rainfall concentrated in the summer (Orduña Trejo et al., 1999). The dominant vegetation of this zone is mainly composed by *Pinus* and species of *Quercus* and *Abies* Mill. In the northern part and in the northeastern area of the Purépecha Plateau, tropical deciduous forests are formed by species belonging to *Bursera* Jacq. ex L., *Acacia* Mill., *Opuntia* Mill., *Tagetes*, *Melampodium* L. and *Euphorbia* L., among others (Orduña Trejo et al., 1999).

Twenty-one municipalities compose the Purépecha Plateau (surface area, 7348.64 km²): (1) Charapan, (2) Cherán, (3) Chilchota, (4) Erongarícuaro, (5) Los Reyes, (6) Nahuatzen, (7) Nuevo Parangaricutiro, (8) Paracho, (9) Pátzcuaro, (10) Peribán, (11) Quiroga, (12) Tancítaro, (13) Tangamandapio, (14) Tangancícuaro, (15) Tingambato, (16) Tingüindín, (17) Tocumbo, (18) Tzintzuntzan, (19) Uruapan, (20) Zacapu, and (21) Ziracuaretiro. All of them were visited to record the ethnomedicinal information for this study (Fig. 1). The most important reasons that were

considered to choose this zone were: a) the important presence of the Purépecha population on the Plateau (78.86% of its inhabitants) (CDI, 2010) with an inherited knowledge of medicinal plants, b) the high variety of plant species in this region, c) the significant impact of folk medicine on the health services, and d) the fact that no ethnopharmacological studies related to the treatment of dermatological conditions had been performed in the zone.

Studied population characteristics

Thirty trips were undertaken all over the Purépecha Plateau from May 2015 to October 2016, to collect information on ethnomedical plants. This period included both dry and rainy seasons. The people from this region were very accessible. Among municipalities, there is variation in the way of dressing, although some elements prevail. It has been noted that the traditional clothing for a woman consists in the use of an apron, often embroidered, as well as an embroidered back strap, woven belt, pleated skirt, embroidered blouse, and a mantle ("rebozo"). Indeed, the "rebozo" is more than a clothing to protect Purépecha women from the cold, its diversity (colorful, embroidered or frayed) is a symbol of their culture (Amézcua Luna and Sánchez Díaz, 2015). The man's outfit consists of a hand-woven sash, a blanket suit, and a hat for daily use. The most important economic activities of this region are the agriculture, forestry and the craft industry (BD-MTM, 2009). On the Plateau, 75% of habitants are bilingual, speaking both Spanish and Purépecha, and 25% speak Purépecha only (Amézcua Luna and Sánchez Díaz, 2015). This language has been classified as isolated, as no similitudes have been found with other Mesoamerican languages (Cambell, 1997).

Although there are public health services within the Plateau, most Purépechas trust traditional medicine as having positive effects on health. Currently, there are two organizations of Purépecha physicians: indigenous doctors from the 11 towns (Acachuén, Carapan, Chilchota, Etúcuaro, Huáncito, Ichán, Santo Tomás, Tacuro, Tanaquillo, Urén y Zopoco). The first institution, based in Cherán, is the "Clínica del Instituto Nacional Indigenista"



Figure 1: Study area. The diamond-shaped symbols indicate the location where ethnopharmacological surveys were conducted.

(Gallardo Ruiz, 2002); while the second association, currently located in Pátzcuaro, is the "Unidad de Medicina Tradicional". In descending order of importance for Purépechas, these traditional doctors are: healers, midwives, masseurs, sorcerers, bonesetters, herbalists and persons exclusively dedicated to the treatment of baby's fallen fontanelle (BDMTM, 2009).

Ethnomedical survey and plant collection

The identification of "key informants" was performed as suggested by Bhat et al. (2014), considering the information obtained after discussion with local village people, who recommended these individuals, based on their knowledge regarding the use of plants for treating dermatological affections. Participants were clearly informed about the objections.



tive of the study and the survey was achieved only when they verbally consented to participate. All of them were also informed about their right to withdraw from the study at any time. Participants were asked about the tissue, method of preparation and mode of administration of plants used for the treatment of skin conditions using a semi-structured questionnaire. Information about age, sex and occupation of informants was compiled and analyzed as shown in Figure 2. Considering that all participants were bilingual and nobody requested to be interviewed in the Purépecha language, the interviews were conducted in Spanish.

The plant specimens collected during the survey were taxonomically identified, and properly labeled with the following data: habitat and size of the organism, flower and fruit color, date of collection, locality, municipality, collection site, altitude, geographical coordinates, plant uses, collector and collection number.

Taxonomic identification was realized based on specialized literature on the sampled taxa and floras of central and western Mexico. In support of identification, the specimens were compared to samples of the herbarium IEB of the Instituto de Ecología, A.C., in Pátzcuaro, Michoacán. Samples identified in the study were deposited in this herbarium with their respective voucher number (Appendix).

Statistical analysis and literature review

The use value (UV) was calculated for each of the recorded plant species, as proposed by Ferreira et al. (2009). This method allows quantitative evaluation of the relative importance of a determined medicinal plant, considering its use among informants (Ferreira et al., 2009). Higher UV values mean that participants attribute a great significance to a plant, with the advantage that it does not de-

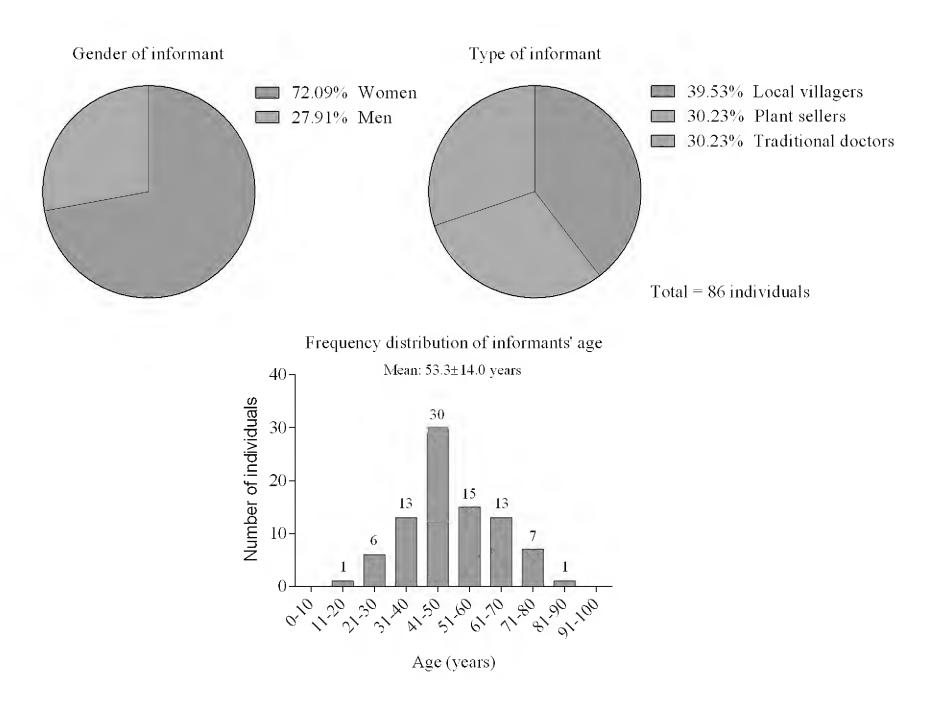


Figure 2: Characteristics of the participants in the ethnopharmacological study on the Purépecha Plateau.

pend on the researcher opinion. The following equation shows the formula for the evaluation of this parameter, where U is the number of times a species is cited and n the informant number.

$$UV = \sum \frac{U}{V}$$

To know how representative a plant was for the treatment of a particular dermatological condition, the fidelity level (FL) was calculated as shown in the next equation (Sharma et al., 2014):

$$FL (\%) = \frac{Ip}{Iu} \times 100$$

where Ip is the number of informants who independently indicated the use of a plant for the same particular dermatological condition and Iu the number of informants who mentioned the species for any dermatological condition (Sharma et al., 2014). A plant with high FL (close to 100) is used by traditional healers and people in the community for treating a particular disease. In contrast, a plant with low FL (close to 0.0) indicates that the plant is used to treat diverse diseases (Neamsuvan and Bunmee, 2016).

To estimate the level of agreement between all participants along the Purépecha Plateau about the plant used for each category, the informant consensus factor (F_{ic}) was determined as proposed by Ferreira et al. (2009). Higher values of this factor, close to 1, were related to a greater consensus between participants (Ferreira et al., 2009). Low values of F_{ic} indicate that the participants disagree on the species to be used for treating a particular dermatological affection. The F_{ic} was calculated as follows:

$$F_{ic} = \frac{(n_{ur} - n_{t})}{(n_{ur} - 1)}$$

where n_{ur} is the number of reports concerning a dermatological category and n_{t} the number of species used for a dermatological affection by all the informants.

When all information was compiled, a detailed review was performed to know whether plants reported

in this study were native of Mexico or not (Villaseñor, 2016). Moreover, their use in other ethnomedicinal studies worldwide for the treatment of dermatological disorders was also recorded. Literature was searched from various scientific databases such as Google Scholar, Science direct, Scopus and PubMed. Besides these bibliographic sources, the Digital Library of Traditional Mexican Medicine was also consulted to know the contribution of this work to the ethnopharmacological knowledge in Mexico (BDMTM, 2009).

RESULTS

The ethnomedicinal information on plants used to treat dermatological affections was collected from 86 individuals of the Purépecha Plateau; detailed information on these persons is shown in Figure 2. They mentioned 731 plant uses and the specimens of collecting plants corresponded to 97 species belonging to 87 genera and 47 families, which were documented for the first time for the treatment of dermatological conditions in this area. Families frequently used by Purépecha Plateau inhabitants were Asteraceae (20 taxa), Lamiaceae (13) and Solanaceae (5) (Fig. 3), with the genera *Salvia* (4 spp.), *Tagetes* (4), *Allium* L. (2), *Artemisia* L. (2), *Euphorbia* (2), and *Solanum* L. (2) the most represented.

The dermatological conditions were classified into 19 categories according to the symptoms referred by participants as suggested by Sharma et al. (2014). These included blemishes, burns, calluses, cuts, fungal infections, hair fall, hematomas, infections with abscesses, skin inflammation, insect bites, pruritus, psoriasis, rash, skin bumps, skin care, superficial infections, varicella, varicose veins and warts. In this study, F_{ie} values were found to range between 0.14-0.75 (Table 1). The highest values were linked with hematomas (0.75), skin inflammation (0.73), varicose veins (0.73) and cuts (0.70), whereas lowest values were found for psoriasis (0.16) and blemishes (0.14). The highest numbers of plants were used for treating cuts (39 spp.), skin inflammation (36) and rash (36), whereas the treatment of warts (3) and calluses (2) was less reported among participants (Fig. 4).



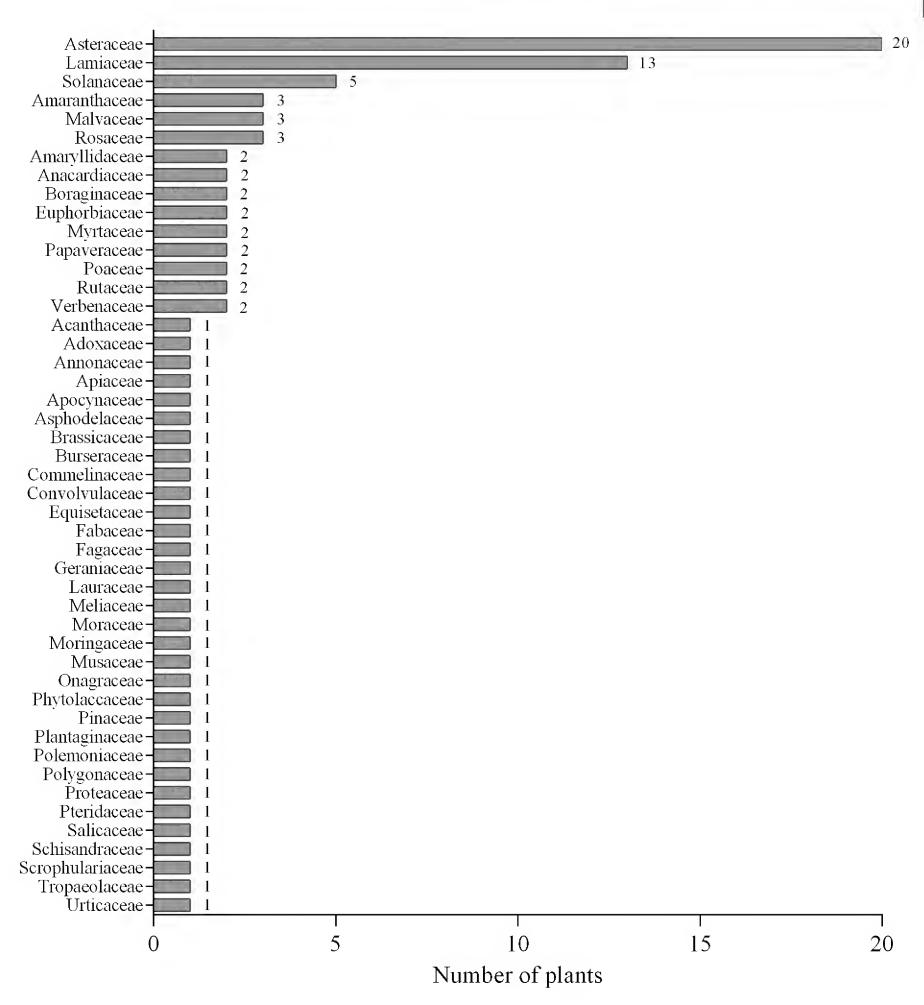


Figure 3: Family distribution of medicinal plants used on the Purépecha Plateau.

As revealed in Figure 5, the aerial parts which consist of a heterogeneous mixture of flowers, leaves and stems were preferred by participants (34.75%), followed by leaves (27.3%) and flowers (13.24%). In relation to the preparation modes, the most important were infusions (52.36%) and decoctions (15.13%). The present study also reports the use of common salt (sodium chloride) in small

proportions for the preparation of pastes, particularly with the species *Senecio salignus* DC. and *Sida kaenkeana* C. Presl. Both plants are employed for treating cuts, hematomas, skin inflammation and skin bumps (Appendix).

Native and introduced plants (56.7 and 43.3%, respectively) are a valuable resource for local population for treating dermatological ailments (Appendix). According to

Table 1: Consensus factor values for different dermatological affection categories on the Purépecha Plateau.

Dermatological affection categories	F_{ic}
Hematomas	0.75
Skin inflammation	0.73
Varicose veins	0.73
Cuts	0.70
Calluses	0.67
Warts	0.67
Hair fall	0.66
Rash	0.61
Burns	0.60
Skin bumps	0.59
Skin care	0.57
Fungal infections	0.50
Superficial infections	0.48
Insect bites	0.48
Pruritus	0.46
Infections with abscesses	0.40
Varicella	0.40
Psoriasis	0.16
Blemishes	0.14

the UV, the five most preferred plant species to treat dermato-logical disorders on the Purépecha Plateau were *Heterothe-ca inuloides* Cass. (0.53), *Aloe vera* (L.) Burm. f. (0.37), *Oenothera rosea* L'Hér. ex Aiton (0.21), *Calendula officinalis* L. (0.17) and *Urtica subincisa* Benth. (0.17) (Fig. 6).

Appendix shows the fidelity levels (FL) for each plant recorded in the study. The FL indicates which species are mostly preferred for the study population to treat a given disease. In the present study, 39 species were determined to have the highest fidelity level (FL=100%) for different skin ailments (Appendix). For cuts these plants were Azadirachta indica A. Juss., Commelina diffusa Burm. f., Chenopodium ambrosioides L., Eriobotrya japonica (Thunb.) Lindl., Geranium seemannii Peyr., Leonotis nepetifolia (L.) R. Br., Piqueria trinervia Cav., Sonchus

oleraceus L., Tagetes lucida Cav. and Tagetes remotiflora Kunze, for fungal infections Zea mays L., for hair fall Buddleja sessiliflora Kunth and Verbena carolina L., for infections with abscesses Ipomoea murucoides Roem. & Schult. and Lepidium virginicum L., for insect bites Iresine interrupta Benth. and Tanacetum parthenium (L.) Sch. Bip., for rash Ceiba aesculifolia (Kunth) Britten & Baker f., Euphorbia nutans Lag., Lactuca sativa L. Montanoa tomentosa Cerv., Origanum majorana L., Physalis pubescens L., Prunus persica (L.) Batsch, Psidium sartorianum (O. Berg) Nied. and Stevia serrata Cav., for skin bumps Euphorbia pulcherrima Willd. ex Klotzsch, Ficus carica L., Illicium verum Hook. f. and Sida haenkeana C. Presl, for skin care Salvia leucantha Cav., for treating skin inflammation Aloysia citrodora Paláu, Artemisia ludoviciana Nutt., Artemisia mexicana Willd. ex Spreng., Eryngium beecheyanum Hook. f. & Arn., Marrubium vulgare L. and Moringa oleifera Lam., and finally for superficial infections Argemone ochroleuca Sweet, Bursera bipinnata (DC.) Engl. and Eriobotrya japonica.

The literature review related to ethnopharmacological studies worldwide, focusing on dermatological conditions (96 published articles) and the information contained in the Digital Library of Traditional Mexican Medicine (Appendix), shows that several plants here reported (91.25%) are used by other populations for treating skin affections. Additionally, this study provides new ethnopharmacological information about plants used for treating skin ailments in the study area, as well as at national and global level, as no ethnomedicinal reports were found for Eryngium beecheyanum, Tagetes remotiflora, Tournefortia mutabilis Vent., Equisetum hyemale L. var. affine (Engelm.) A.A. Eaton, Clinopodium macrostemum (Moc. & Sessé ex Benth.) Kuntze, Salvia leucantha, Sida haenkeana and Urtica subincisa for managing dermatological conditions, which represent 8.25% of the reported plants (Appendix).

DISCUSSION

Mexico is considered one of the countries with the highest floristic richness in the world, only preceded by Brazil,



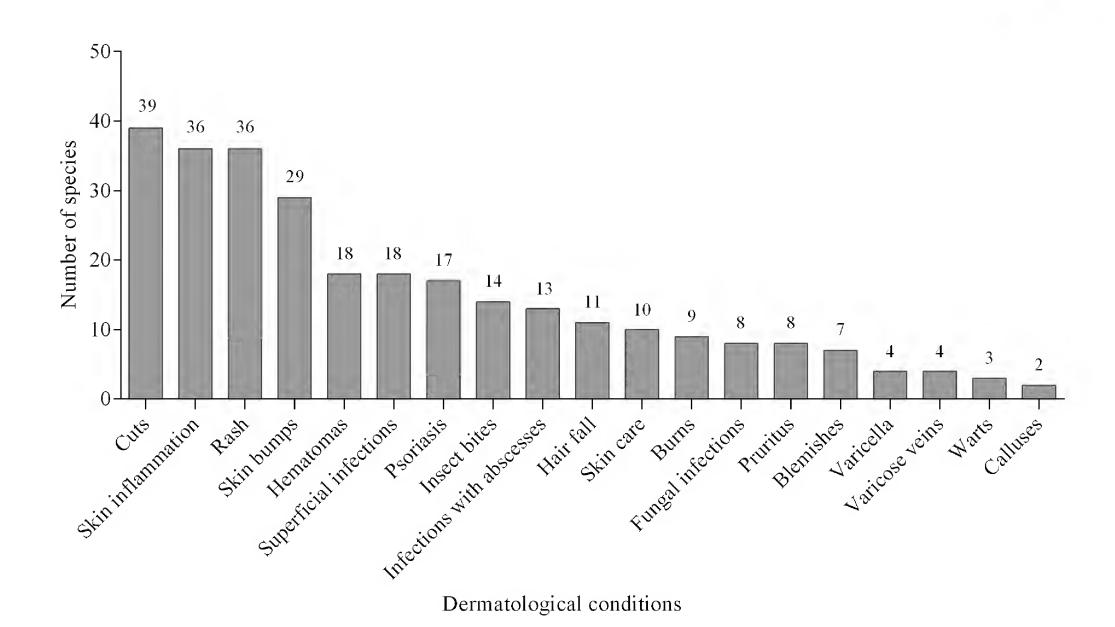


Figure 4: Number of plant species used for treating dermatological conditions on the Purépecha Plateau.

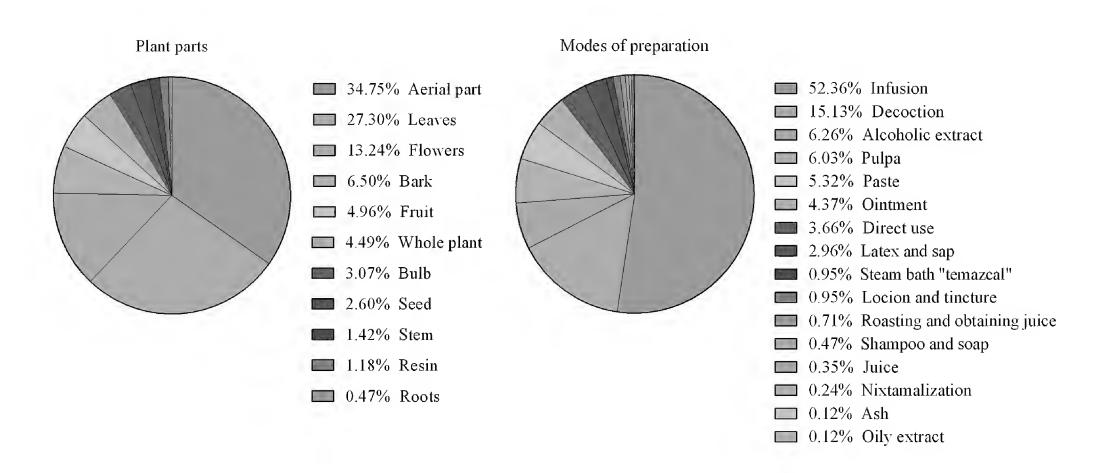


Figure 5: Plant parts and preparation modes used by inhabitants of the Purépecha Plateau for treating dermatological disorders.

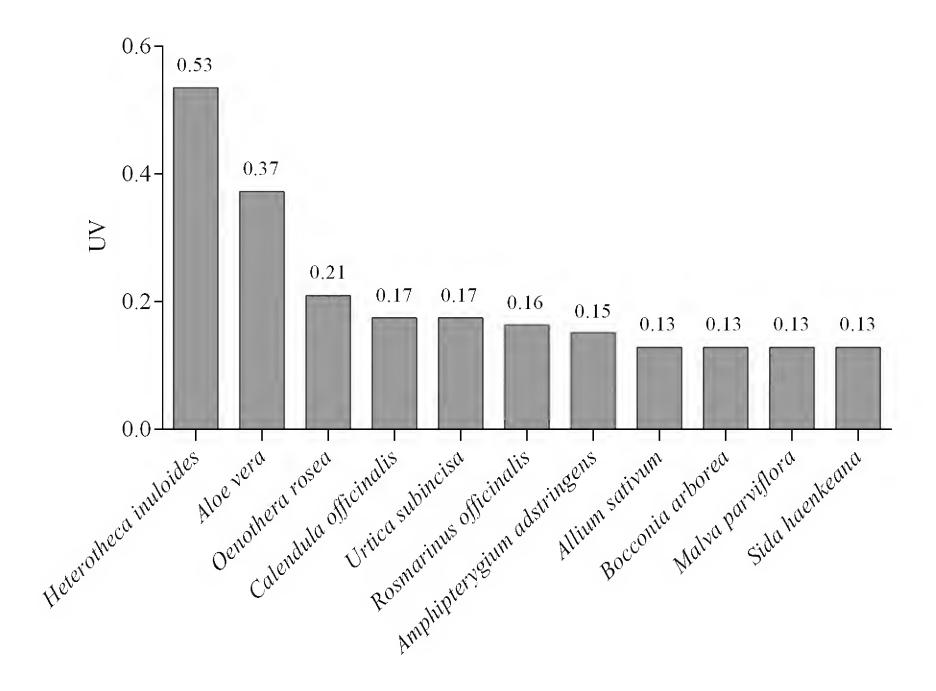


Figure 6: Plants with highest use values (UV) for treating dermatological ailments on the Purépecha Plateau.

China, Colombia and South Africa (Villaseñor, 2016). In this context, the study of ethnomedical systems, including the identification of herbal medicines, is of great importance in addressing health problems of traditional communities. On the Purépecha Plateau in the Mexican state of Michoacán, the knowledge about medicinal plants not only has an anthropological significance, it also allows that people with economic problems solve their health issues.

It is now recognized that the transmission of knowledge regarding the use of medicinal plants from old to new generations is declining (Calvo et al., 2011). This fact is also a reality in indigenous communities because of globalization and the use of orthodox medicine. Therefore, it is crucial to rescue this knowledge to prevent the loss of ethnomedical traditions, which is a precious scientific and cultural heritage for future generations.

The results indicate that among the inhabitants of the Purépecha Plateau, middle-aged people are the ones who best preserve the ethnopharmacological knowledge. It is suggested that there is a tendency towards the loss of these traditions among young persons of less than 30 years (Fig. 2). Juárez-Vázquez et al. (2013) noted that this is a common trend in Mexico. It is also striking that almost all knowledge about plants was obtained from women. This is related to the fact that based on the villager's recommendations, most of the contributors to this study were female. This was not unexpected, because it has been previously reported that among Purépechas, there is a clear quantitative predominance of women engaged in activities related to the use of medicinal plants (Gallardo Ruiz, 2002; BDMTM, 2009).

The present investigation has revealed the medicinal plants for treating skin affections and their modes of



preparation on the Purépecha Plateau, Michoacán, Mexico. The most prominent families were Asteraceae, Lamiaceae and Solanaceae (Fig. 3). These results agree with a previous study performed in the indigenous community of Nuevo Parangaricutiro, a municipality of the Purépecha Plateau, which reported Asteraceae and Lamiaceae as the most important families used for medical purposes in this region (Bello-González and Salgado-Garciglia, 2013). Other ethnomedicinal studies performed in Mexico have also suggested that Asteraceae are an important source of medicinal plants in the country (Andrade-Cetto, 2009; Alonso-Castro et al., 2012), probably due to the high diversity of its phytochemical constituents.

The highest F_{ic} values were linked with hematomas, skin inflammation, varicose veins and cuts, whereas lowest values were found for psoriasis and blemishes (Table 1). It is considered that higher values of this factor are related to prevalent illness in the region, which lead people to exchange information about their knowledge concerning plant therapy for a longer time (Gazzaneo et al., 2005). As previously mentioned, among dermatological conditions, a high morbidity has been reported in the state of Michoacán for venous insufficiency (100.88 per 100,000 population) and wounds (DGE, 2015), which could explain the higher values obtained for the consensus factor in these categories. Lower F_{ic} values for psoriasis and blemishes indicate that plants used for these ailments were chosen randomly or no information about them was exchanged among participants (Neamsuvan and Bunmee, 2016).

According to the information referred by the participants, the higher number of reported plants was used for treating cuts, skin inflammation and rash (Fig. 4). Literature review, regarding ethnopharmacological studies worldwide for dermatological conditions, also shows that many plants are used for cuts, in comparison with other skin ailments (Sharma et al., 2014; Neamsuvan and Bunmee, 2016). A recent study performed among the Zoque indigenous people of Chiapas and Oaxaca, Mexico, also found that among dermatological conditions, most plant remedies are used for wound treatment (Geck et al.,

2016). Another possible reason that could explain the preponderance of the use of plants in the region for cuts is the high incidence in Michoacán of morbidities associated with this ailment due to gunshots and dog bites (54.26 and 82.11 per 100,000 population respectively) (DGE, 2015).

Unexpectedly, some participants (mainly sellers and healers) referred during semi-structured interviews to the use of plants to treat specific diseases such as psoriasis (Fig. 4). Psoriasis is considered the second reason for dermatological consultation in Mexico (HGM-SSA, 2012). As it is an incurable disease, characterized by a low satisfaction of patients with treatments (García-Pérez et al., 2012), it is likely that the inhabitants of the Purépecha Plateau search natural alternatives for its treatment, leading to sellers and healers to know about this ailment. Unfortunately, no epidemiological studies were found about the incidence of this illness in this particular population.

For treating of dermatological disorders, the aerial parts were preferred by participants, followed by leaves and flowers (Fig. 5). This result agrees with previous studies which have reported the use of aerial parts to cure skin disorders due to their ease access in natural environments (Sharma et al., 2014; Neamsuvan and Bunmee, 2016). It is interesting to note that unlike other ethnopharmacological studies focusing on skin ailments (Njoroge and Bussmann, 2007; Abbasi et al., 2010; Afolayan et al., 2014; Sharma et al., 2014), Purépechas prefer the use of infusions and decoctions taken orally instead of topical administration, applying crushed plants, pastes and juices. This could be explained by the fact that among Purépechas there is a belief that dermatological disorders are manifestations of blood contamination (BDMTM, 2009). Therefore, they believe that cleansing the blood using herbal remedies by oral route would lead to improve skin problems. Another peculiar aspect to be highlighted is the fact that the population under study uses the "temazcal" (0.95%) for the treatment of cutaneous conditions. This is a steam bath of pre-Hispanic origin used in Mexico for curative, preventive, hygienic and religious purposes (Aparicio Mena, 2006). Its use is supported by the belief that the heat of the patient's body is fundamental for healing, since the disease is eliminated through sweat (BD-MTM, 2009). The present study also reports the use of common salt in small proportions for the preparation of pastes. Additionally, Sharma et al. (2014) found the same trend in a study focusing on the use of herbal preparations for dermatological disorders in India. These authors argued that the possible reason behind the use of salt would be related with the fact that it inhibits the activity of bacteria and fungi, thereby helping the skin to heal (Sharma et al., 2014).

Native (56.7%) and introduced (43.3%) plants were valuable resources for local population for treating dermatological ailments (Appendix). Although in the context of medicinal plants, both introduced and native plants are important, it has been reported that in rural areas of Mexico, practitioners depend on the natural environment rather than cultivated areas to obtain medicinal plants (Andrade-Cetto, 2009; Alonso-Castro et al., 2012). Indeed, 53.6% of the collected plants of this study were gathered from the wild. The extensive use of native species by Purépechas could not only be related to a higher availability of these plants through the seasons, but also to the inherited knowledge about their medicinal properties from the ancestors. In fact, it is known that among Purépechas the transmission of knowledge related to traditional medicine is performed in more than 50% by means of relatives (BDMTM, 2009). However, a non-neglectable amount of exotic plants was also reported in the study area. The contribution of these species is very important as they amplify the spectrum of therapeutic alternatives for treating dermatological conditions on the Purépecha Plateau, reinforcing the local plant formulary.

Five plants with the highest UV to treat dermato-logical disorders on the Purépecha Plateau were *Hete-rotheca inuloides*, *Aloe vera*, *Oenothera rosea*, *Calendula officinalis* and *Urtica subincisa* (Fig. 6). *Heterotheca inuloides* is known as Mexican arnica and is extensively used for dermatological problems in Mexico. Additionally, this plant is used alone or in combination with other herbs, for diminishing the pain associated to rheumatism, stomach ulcers and other painful conditions associated with

inflammatory processes. It is also reported in the management of kidney disease, urinary infections, cough, lung diseases, vaginal infections, gastrointestinal disorders and cancer (Rodríguez-Chávez et al., 2017).

According to the present study, Purépechas used this species for cuts, hematomas, infections with abscesses, skin inflammation, insect bites, rash, skin bumps, skin care, superficial infections, varicella, and varicose veins (Appendix). Its anti-inflammatory and antimicrobial properties in Purépecha traditional medicine are supported by pharmacological studies. Sesquiterpenes isolated from this plant exert activity against Bacillus subtilis var. niger Smith et al. (ATCC® 9372TM), Brevibacterium ammoniagenes (Cooke and Keith) Breed (ATCC® 6872TM), Propionibacterium acnes (Gilchrist) Douglas and Gunter (ATCC® 11827TM), Staphylococcus aureus subsp. aureus Rosenbach (ATCC® 12598TM), Staphylococcus aureus subsp. aureus (ATCC® 33591TM), Streptococcus mutans Clarke (ATCC® 25175TM), and Trichophyton mentagrophytes (Robin) Blanchard (ATCC® 18748TM) with minimal inhibitory concentrations ranged from 6.23 to 12.5 mg/mL (Kubo et al., 1994). Infusions of Heterotheca inuloides inhibit the activity of cyclooxygenase enzyme by 40%, suggesting an anti-inflammatory effect of polar metabolites of this plant (Muñoz-Velázquez et al., 2012).

Aloe vera has been widely used for treating skin diseases across the globe. This plant is also very popular for managing cutaneous conditions in other Mexican states, such as Oaxaca and Chiapas (Geck et al., 2016). Aloe vera has demonstrated pro-cicatrizing effects by increasing collagen content in wounds and the degree of collagen cross linking (Heggers et al., 1996). Additionally, it possesses a protective effect against skin damage induced by radiation, anti-inflammatory activity, moisturizing and anti-aging effects (Choi and Chung, 2003). These pharmacologic properties justify its extensive use in traditional Purépecha medicine. Oenothera rosea is a native plant of Mexico that stimulates the proliferation of normal human fibroblasts in vitro (Takahashi et al., 2012), which could be related to its use for cuts by Purépechas. This species also reduces chronic and acute skin inflammation in rats (Villena and Arro-



yo, 2012), so it can function as anti-inflammatory agent, as referred by the population under study. Calendula officinalis has been employed in folk therapy for treating skin ailments worldwide. On the Purépecha Plateau, this plant is used for multiple skin affections including blemishes, burns, cuts, skin inflammation, insect bites, pruritus, psoriasis, rash, skin bumps and superficial infections (Appendix). Pharmacological studies suggest that extracts from this plant can protect skin against ultraviolet-induced damage (Fonseca et al., 2010). Moreover, this plant is highly effective for the prevention of acute dermatitis of grade 2, which occurs after postoperative irradiation for breast cancer, demonstrating its anti-inflammatory properties (Pommier et al., 2004). The extract of the flowers of this plant is also broadly recognized by its wound-healing promoting effects (Preethi and Kuttan, 2011). The multiplicity of pharmacological activities of this species on the skin agrees with its wide use on the Purépecha Plateau for dermatological conditions. Surprisingly, Purépechas frequently reported the use of Urtica subincisa for skin inflammation, skin bumps and varicose veins (Appendix). To the best of our knowledge, this native plant has not been previously reported neither in Mexico nor in the world for treating cutaneous disorders. Further phytochemical, toxicological and pharmacological studies with this species are required to establish its importance for treating skin ailments.

Thirty-nine plants were the most important, according to their FL (100%) for the treatment of 10 of the 19 dermatological conditions informed by the participants. These plants offer very interesting clues as to their pharmacological potential for the treatment of a specific skin ailment (Appendix). Additionally, this study provides new ethnopharmacological information about plants used for treating skin ailments on the Purépecha Plateau, Mexico and the world (Appendix). Apart from *Tagetes remotiflora*, all these plants are native of Mexico. *Eryngium beecheyanum* is a herbaceous plant which has been reported by peasants of the Sierra de Huautla, Morelos, Mexico, for kidney inflammation (Maldonado-Almanza, 1997). According to its fidelity level, it seems to be a promising candidate to treat skin inflammation (FL=100%). *Tagetes*

remotiflora has been reported in the community of Nuevo Parangaricutiro by its antidiarrheic effect, as well as against vomiting, nerves and blood pressure (Bello-González et al., 2015). Its highest FL for cuts (FL=100%) indicates that it could also be employed for this affection. Tournefortia mutabilis has been reported to have antimicrobial properties (Sharma et al., 2017), which could be related to its use in superficial skin infections by Purépechas (FL=66.7%). In traditional Mexican medicine, Equisetum hyemale var. affine is mainly used for kidney conditions, pain, stomach inflammation, gastritis, ulcers and reproductive woman disorders (BDMTM, 2009). Although its use for treating skin conditions has not been reported, results obtained in this study indicate that it could probably be effective for hair fall and skin inflammation (FL=50.0%). Salvia leucantha is used in Mexico for stomach pain, respiratory ailments, reproductive disorders and diabetes (BDMTM, 2009; Romero-Cerecero et al., 2009). Our results point out that this species could also be used for skin care as the highest FL was obtained in this category. Although no reports were found regarding the use of Clinopodium macrostemum for dermatological disorders, its use for gastrointestinal affections and respiratory diseases has been documented in Mexico (INE-GI, 2014). As its higher FL was obtained for skin inflammation (FL=83.3%), it would be interesting that further studies be performed to ratify this activity using in vitro and in vivo relevant models. To the best of our knowledge, Sida haenkeana and Urtica subincisa are reported for the first time as medicinal plants. According to their FL, Sida haenkeana seems to be a promising candidate to treat skin bumps (FL=100%), whereas Urtica subincisa was catalogued as anti-inflammatory agent (FL=80.0%). Traditional uses of the medicinal flora from the Purépecha Plateau can serve as a starting point for further scientific analysis, which may provide novel compounds or improved herbal preparations for treating skin diseases.

Conclusions

This study demonstrates that herbal remedies play an important role in healing skin by inhabitants of the Purépecha

Plateau, state of Michoacán, Mexico. A total of 97 species were identified to treat 19 skin ailments. The quantitative analysis performed through the determination of the use value, fidelity level and the informant consensus factor allowed to identify plants as promising candidates for developing new dermatological formulations. This investigation is also a guide to the conservation of folk medicinal knowledge from indigenous people of Mexico, through a vision of sustainable use of natural resources. From the ethno-pharmacological point of view, it provides new information about plants whose medicinal properties for the skin had been unknown up to now. Additionally, it allows for dissemination of the inherited knowledge of Purépechas regarding herbal preparations for cutaneous diseases. The identification of plants used by this population to treat skin pathologies also opens new perspectives for performing phytochemical, toxicological and pharmacological investigations that allow the development of new herbal preparations or new drugs addressed to improve the quality of life of patients suffering from these diseases.

AUTHORS CONTRIBUTION

MEGP, AOZ and REG designed the study. REG, MEGP and EPC conducted interviews and collected the plants referred by participants. EPC identified the specimens and deposited them in the herbarium IEB. REG drafted the manuscript under the supervision of AOZ, EPC and MEGP. All authors contributed to the review and approval of the final manuscript.

FINANCING

We thank the "Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología" (CONACYT, Mexico) for the financial support of REG (Doctoral Fellowship).

ACKNOWLEDGMENT

The authors are very grateful to traditional healers, sellers and local inhabitants from the Purépecha Plateau for providing the valuable information regarding medicinal plants for skin ailments and kindly sharing their ancestral knowledge with us.

LITERATURE CITED

- Abbasi, A. M., M. A. Khan, M. Ahmad, M. Zafar, S. Jahan and S. Sultana. 2010. Ethnopharmacological application of medicinal plants to cure skin diseases and in folk cosmetics among the tribal communities of North-West Frontier Province, Pakistan. Journal of Ethnopharmacology 128(2): 322-335. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2010.01.052
- Acharya, E. and B. Pokhrel. 2006. Ethno-Medicinal plants used by Bantar of Bhaudaha, Morang, Nepal. Our Nature 4(1): 96-103. DOI: https://doi.org/10.3126/on.v4i1.508
- Afolayan, A. J., D. S. Grierson and W. O. Mbeng. 2014. Ethnobotanical survey of medicinal plants used in the management of skin disorders among the Xhosa communities of the Amathole District, Eastern Cape, South Africa. Journal of Ethnopharmacology 153(1): 220-232. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2014.02.023
- Akhtar, N., A. Rashid, W. Murad and E. Bergmeier. 2013. Diversity and use of ethno-medicinal plants in the region of Swat, North Pakistan. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 9(1): 25. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-9-25
- Al-Khalil, S. 1995. A survey of plants used in Jordanian traditional medicine. International Journal of Pharmacognosy 33(4): 317-323. DOI: https://doi.org/10.3109/13880209509065385
- Alonso-Castro, A. J., J. Maldonado-Miranda, A. Zarate-Martinez, M. R. Jacobo-Salcedo, C. Fernández-Galicia, L. A. Figueroa-Zuñiga, N. A. Rios-Reyes, M. A. de León-Rubio, N. A. Medellín-Castillo, A. Reyes-Munguia, R. Méndez-Martínez and C. Carranza-Álvarez. 2012. Medicinal plants used in the Huasteca Potosina, Mexico. Journal of Ethnopharmacology 143(1): 292-298. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.06.035
- Amézcua Luna, J. and G. Sánchez Díaz. 2015. P'urhépecha. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México, D.F., México. Pp. 1-176.
- Amiri, M. S. and M. R. Joharchi. 2013. Ethnobotanical investigation of traditional medicinal plants commercialized in the markets of Mashhad, Iran. Avicenna Journal of Phytomedicine 3(3): 254-271. DOI: https://doi.org/10.22038/ajp.2013.487



- Andrade-Cetto, A. 2009. Ethnobotanical study of the medicinal plants from Tlanchinol, Hidalgo, México. Journal of Ethnopharmacology 122(1): 163-171. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2008.12.008
- Aparicio Mena, A. J. 2006. El temazcal en la cultura tradicional de salud y en la etnomedicina mesoamericana. Gazeta de Antropología 22: 1-11.
- Augustin, M., B. Holland, D. Dartsch, A. Langenbruch and M. A. Radtke. 2011. Adherence in the treatment of psoriasis: a systematic review. Dermatology 222(4): 363-374. DOI: https://doi.org/10.1159/000329026
- Ávila-Uribe, M. M., S. N. García-Zárate, A. S. Sepúlveda-Barrera and M. A. Godínez-Rodríguez. 2016. Plantas medicinales en dos poblados del municipio de San Martín de las Pirámides, Estado de México. Polibotánica 42: 215-245. DOI: https://doi.org/10.18387/polibotanica.42.11
- Balangcod, T. D. and A. K. D. Balangcod. 2011. Ethnomedical knowledge of plants and healthcare practices among the Kalanguya tribe in Tinoc, Ifugao, Luzon, Philippines. Indian Journal of Traditional Knowledge 10(2): 227-238.
- Barrett, B. 1994. Medicinal plants of Nicaragua's Atlantic coast. Economic Botany 48(1): 8-20. DOI: https://doi.org/10.1007/BF02901375
- BDMTM. 2009. Biblioteca Digital de la Medicina Tradicional Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/index.php (consulted November, 2017).
- Bello-González, M. Á., S. Hernández-Muñoz, M. B. N. Lara-Chávez and R. Salgado-Garciglia. 2015. Plantas útiles de la comunidad indígena Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. Polibotánica 39: 175-215. DOI: https://doi.org/10.18387/polibotanica.39.10
- Bello-González, M. Á. and R. Salgado-Garciglia. 2013. Plantas medicinales de la comunidad indígena Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. Biológicas 9(1): 126-138.
- Benítez, G., M. R. González-Tejero and J. Molero-Mesa. 2010. Pharmaceutical ethnobotany in the western part of Granada province (southern Spain): ethnopharmacological synthesis. Journal of Ethnopharmacology 129(1): 87-105. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2010.02.016

- Bhandary, M. J. and K. R. Chandrashekar. 2011. Herbal therapy for herpes in the ethno-medicine of Coastal Karnataka. Indian Journal of Traditional Knowledge 10(3): 528-532.
- Bhardwaj, S. and S. K. Gakhar. 2005. Ethnomedicinal plants used by the tribals of Mizoram to cure cuts & wounds. Indian Journal of Traditional Knowledge 4(2): 75-80.
- Bhat, P., G. R. Hegde, G. Hegde and G. S. Mulgund. 2014. Ethnomedicinal plants to cure skin diseases-An account of the traditional knowledge in the coastal parts of Central Western Ghats, Karnataka, India. Journal of Ethnopharmacology 151(1): 493-502. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2013.10.062
- BIOAGRICOOP. 1998. Bioagricoop México, A.C. Etnobotánica y herbolaria de la Meseta P'urepecha. http://bioagricoop.mx.tripod.com/etnobotanica.pdf (consulted November, 2017).
- Cáceres, A., L. M. Girón, S. R. Alvarado and M. F. Torres. 1987. Screening of antimicrobial activity of plants popularly used in Guatemala for the treatment of dermatomucosal diseases. Journal of Ethnopharmacology 20(3): 223-237. DOI: https://doi.org/10.1016/0378-8741(87)90050-X
- Calvo, M. I., S. Akerreta and R. Y. Cavero. 2011. Pharmaceutical ethnobotany in the Riverside of Navarra (Iberian Peninsula). Journal of Ethnopharmacology 135(1): 22-33. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2011.02.016
- Cambell, L. 1997. American Indian Languages: The historical linguistics of Native America, Oxford Studies in Anthropological Linguistics. Oxford University Press. New York, USA. Pp. 1-528.
- Canales-Martínez, M., T. Hernández-Delgado, C. Flores-Ortiz, A. Durán-Díaz, A. M. García-Bores and G. Ávila-Acevedo. 2005. Antimicrobial activity of *Alternanthera caracasana*. Pharmaceutical Biology 43(4): 305-307. DOI: https://doi.org/10.1080/13880200590951685
- Caruana, U. and E. Attard. 2016. An ethno botanical survey of medicinal plants used in the Island of Gozo. Studies on Ethno-Medicine 10(2): 269-281. DOI: https://doi.org/10.1080/09735070.2016.11905497
- CDI. 2010. Cédulas de información básica de los pueblos indígenas de México. Comisión Nacional para el

- Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México. http://www.cdi.gob.mx/cedulas/ (consulted November, 2017).
- Chase, P. and O. P. Singh. 2013. Ethnomedicinal plants used by Angami tribe of Nagaland, India. Indian Journal of Tropical Biodiversity 21(1): 29-42.
- Choi, S. and M.-H. Chung. 2003. A review on the relationship between *Aloe vera* components and their biologic effects. Seminars in Integrative Medicine 1(1): 53-62. DOI: https://doi.org/10.1016/S1543-1150(03)00005-X
- Cuevas Figueroa, X. M. 2005. A revision of the genus *Amphipterygium* (Julianaceae). Ibugana 13(1): 27-47,
- Dalgard, F. J., U. Gieler, L. Tomas-Aragones, L. Lien, F. Poot, G. B. E. Jemec, L. Misery, C. Szabo, D. Linder, F. Sampogna, A. W. M. Evers, J. A. Halvorsen, F. Balieva, J. Szepietowski, D. Romanov, S. E. Marron, I. K. Altunay, A. Y. Finlay, S. S. Salek and J. Kupfer. 2015. The psychological burden of skin diseases: a cross-sectional multicenter study among dermatological out-patients in 13 European countries. Journal of Investigative Dermatology 135(4): 984-991. DOI: https://doi.org/10.1038/jid.2014.530
- Das, T., S. B. Mishra, D. Saha and S. Agarwal. 2012. Ethnobotanical survey of medicinal plants used by ethnic and rural people in Eastern Sikkim Himalayan region. African Journal of Basic & Applied Sciences 4(1): 16-20.
- De Feo, V., R. Aquino, A. Menghini, E. Ramundo and F. Senatore. 1992. Traditional phytotherapy in the Peninsula Sorrentina, Campania, southern Italy. Journal of Ethnopharmacology 36(2): 113-125. DOI: https://doi.org/10.1016/0378-8741(92)90010-O
- DGE. 2015. Anuario de Morbilidad 2015. Dirección General de Epidemiología Secretaría de Salud, México. http://www.epidemiologia.salud.gob.mx/anuario/html/anuarios.html (consulted November, 2017).
- Egharevba, R. K. A. and M. I. Ikhatua. 2008. Ethno-medical uses of plants in the treatment of various skin diseases in Ovia North East, Edo State, Nigeria. Research Journal of Agriculture and Biological Science 4(1): 58-64.
- El-Ghazali, G. E., K. S. Al-Khalifa, G. A. Saleem and E. M. Abdallah. 2010. Traditional medicinal plants indigenous to Al-Rass province, Saudi Arabia. Journal of Medicinal

- Plants Research 4(24): 2680-2683. DOI: https://doi.org/10.5897/JMPR09.556.
- El Mansouri, L., A. Ennabili and D. Bousta. 2011. Interés socioeconómico y valorización de plantas medicinales del oasis de Rissani (SE de Marruecos). Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas 10(1): 30-45.
- Fernández, E. C., Y. E. Sandi and L. Kokoska. 2003. Ethnobotanical inventory of medicinal plants used in the Bustillo Province of the Potosi Department, Bolivia. Fitoterapia 74(4): 407-416. DOI: https://doi.org/10.1016/S0367-326X(03)00053-4
- Ferreira, F. S., S. V. Brito, S. C. Ribeiro, W. O. Almeida and R. R. N. Alves. 2009. Zootherapeutics utilized by residents of the community Poço Dantas, Crato-CE, Brazil. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 5: 1-21. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-5-21
- Fonseca, Y. M., C. D. Catini, F. T. M. C. Vicentini, A. Nomizo, R. F. Gerlach and M. J. V. Fonseca. 2010. Protective effect of *Calendula officinalis* extract against UVB-induced oxidative stress in skin: evaluation of reduced glutathione levels and matrix metalloproteinase secretion. Journal of Ethnopharmacology 127(3): 596-601. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2009.12.019
- Forgione, G., L. De Martino and V. De Feo. 2008. Medicinal plant in Samnium popular medicine. Pharmacology online 1: 90-98.
- Frei, B., M. Baltisberger, O. Sticher and M. Heinrich. 1998. Medical ethnobotany of the Zapotecs of the Isthmus-Sierra (Oaxaca, Mexico): documentation and assessment of indigenous uses. Journal of Ethnopharmacology 62(2): 149-165. DOI: https://doi.org/10.1016/S0378-8741(98)00051-8
- Gallardo Ruiz, J. 2002. Medicina tradicional P'urhépecha. El Colegio de Michoacán. Zamora, Michoacán, México. Pp. 1-342.
- García-Pérez, M. E., J. Jean and R. Pouliot. 2012. Antipsoriatic drug development: challenges and new emerging therapies. Recent Patents on Inflammation & Allergy Drug Discovery 6(1): 3-21. DOI: https://doi.org/10.2174/187221312798889248



- Gazzaneo, L. R. S., R. F. P. de Lucena and U. P. de Albuquerque. 2005. Knowledge and use of medicinal plants by local specialists in a region of Atlantic Forest in the state of Pernambuco (Northeastern Brazil). Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 1: 1-9. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-1-9
- Gebrezgabiher, G., S. Kalayou and S. Sahle. 2013. An ethnoveterinary survey of medicinal plants in woredas of Tigray region, Northern Ethiopia. International Journal of Biodiversity and Conservation 5(2): 89-97.
- Geck, M. S., A. J. Reyes García, L. Casu and M. Leonti. 2016. Acculturation and ethnomedicine: a regional comparison of medicinal plant knowledge among the Zoque of southern Mexico. Journal of Ethnopharmacology 187: 146-159. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2016.04.036
- Gómez Aiza, A. 2013. Quemada: reproducción humana y enfermedades culturales en la sierra Otomí-Tepehua, Hidalgo. Estudios de Antropología Biológica 15(1): 273-313.
- Grosso, L. 2010. El uso popular de las plantas medicinales en Uruguay: la experiencia de los pequeños productores agroecológicos. ZooBioDi Associazione Italiana di Zootecnia Biologica e Biodinamica. Bergamo, Italia. Pp. 1-78.
- Guarrera, P. M. 2005. Traditional phytotherapy in Central Italy (Marche, Abruzzo, and Latium). Fitoterapia 76(1): 1-25. DOI: https://doi.org/10.1016/j.fitote.2004.09.006
- Guarrera, P. M., G. Forti and S. Marignoli. 2005. Ethnobotanical and ethnomedicinal uses of plants in the district of Acquapendente (Latium, Central Italy). Journal of Ethnopharmacology 96(3): 429-444. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.09.014
- Halberstein, R. A. 1997. Traditional botanical remedies on a small Caribbean island: Middle (Grand) Caicos, West Indies. Journal of Alternative and Complementary Medicine 3(3): 227-239. DOI: https://doi.org/10.1089/acm.1997.3.227
- Harsha, V. H., S. S. Hebbar, V. Shripathi and G. R. Hegde. 2003. Ethnomedicobotany of Uttara Kannada District in Karnataka, India-plants in treatment of skin diseases. Journal of Ethnopharmacology 84(1): 37-40. DOI: https://doi.org/10.1016/S0378-8741(02)00261-1

- Hay, R. J., N. E. Johns, H. C. Williams, I. W. Bolliger, R. P. Dellavalle, D. J. Margolis, R. Marks, L. Naldi, M. A. Weinstock, S. K. Wulf, C. Michaud, C. J. L. Murray and M. Naghavi. 2014. The global burden of skin disease in 2010: an analysis of the prevalence and impact of skin conditions. Journal of Investigative Dermatology 134(6): 1527-1534. DOI: https://doi.org/10.1038/jid.2013.446
- Heggers, J. P., A. Kucukcelebi, D. Listengarten, J. Stabenau, F. Ko, L. D. Broemeling, M. C. Robson and W. D. Winters. 1996. Beneficial effect of *Aloe* on wound healing in an excisional wound model. Journal of Alternative and Complementary Medicine 2(2): 271-277. DOI: https://doi.org/10.1089/acm.1996.2.271
- Heinrich, M. and S. Gibbons. 2001. Ethnopharmacology in drug discovery: an analysis of its role and potential contribution.

 Journal of Pharmacy and Pharmacology 53(4): 425-432.

 DOI: https://doi.org/10.1211/0022357011775712
- HGM-SSA. 2012. Boletín estadístico de dermatología 2002-2011. Hospital General de México-Secretaría de Salud. México, D.F., México. http://www.hgm.salud.gob.mx/descargas/pdf/planeacion/boletin_derma_02_11.pdf (consulted November, 2017).
- Hurtado-Rico, N. E., C. Rodríguez-Jiménez and A. Aguilar-Contreras. 2006. Estudio cualitativo y cuantitativo de la flora medicinal del municipio de Copándaro de Galeana, Michoacán, México. Polibotánica 22: 21-50.
- Ijaz, F., Z. Iqbal, I. U. Rahman, J. Alam, S. M. Khan, G. M. Shah,
 K. Khan and A. Afzal. 2016. Investigation of traditional medicinal floral knowledge of Sarban Hills, Abbottabad,
 KP, Pakistan. Journal of Ethnopharmacology 179: 208-233. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2015.12.050
- INEGI. 2014. Sistema de consulta de especies y productos agropecuarios, forestales y pesqueros. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/proyectos/aspectosmetodologicos/clasificadoresycatalogos/catalogo_especies.aspx (consulted November, 2017).
- INEGI. 2004. La población hablante de lengua indígena de Michoacán de Ocampo. Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Informática. Aguascalientes, México. Pp. 1-140.

- Jarić, S., Z. Popović, M. Mačukanović-Jocić, L. Djurdjević, M. Mijatović, B. Karadžić, M. Mitrović and P. Pavlović. 2007. An ethnobotanical study on the usage of wild medicinal herbs from Kopaonik Mountain (Central Serbia). Journal of Ethnopharmacology 111(1): 160-175. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2006.11.007
- Jiofack, T., C. Fokunang, V. Kemeuze, E. Fongnzossie, N. Tsabang, R. Nkuinkeu, P. M. Mapongmetsem and B. A. Nkongmeneck. 2008. Ethnobotany and phytopharmacopoea of the South-West ethnoecological region of Cameroon. Journal of Medicinal Plants Research 2(8): 197-206.
- Joshi, A. R. and K. Joshi. 2000. Indigenous knowledge and uses of medicinal plants by local communities of the Kali Gandaki Watershed Area, Nepal. Journal of Ethnopharmacology 73(1-2): 175-183. DOI: https://doi.org/10.1016/S0378-8741(00)00301-9
- Juárez-Vázquez, M. C., C. Carranza-Álvarez, A. J. Alonso-Castro, V. F. González-Alcaraz, E. Bravo-Acevedo, F. J. Chamarro-Tinajero and E. Solano. 2013. Ethnobotany of medicinal plants used in Xalpatlahuac, Guerrero, Mexico. Journal of Ethnopharmacology 148(2): 521-527. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2013.04.048
- Kala, C. P. 2005. Ethnomedicinal botany of the Apatani in the Eastern Himalayan region of India. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 1: 11. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-1-11
- Kamatenesi-Mugisha, M., H. Oryem-Origa, O. Odyek and D. W. Makawiti. 2008. Medicinal plants used in the treatment of fungal and bacterial infections in and around Queen Elizabeth Biosphere Reserve, western Uganda. African Journal of Ecology 46(s1): 90-97. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2008.00935.x
- Kasolo, J. N., G. S. Bimenya, L. Ojok, J. Ochieng and J. W. Ogwal-okeng. 2010. Phytochemicals and uses of *Moringa oleifera* leaves in Ugandan rural communities. Journal of Medicinal Plants Research 4(9): 753-757.
- Khabbach, A., M. Libiad, A. Ennabili and D. Bousta. 2012. Medicinal and cosmetic use of plants from the province of Taza, Northern Morocco. Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas 11(1): 46-60.

- Kinghorn, A. D. 2001. Stevia: The genus *Stevia*. Taylor & Francis Inc. New York, USA. Pp. 1-202.
- Kubo, I., H. Muroi, A. Kubo, S. K. Chaudhuri, Y. Sanchez and T. Ogura, 1994. Antimicrobial agents from *Heterotheca inuloides*. Planta Medica 60(3): 218-221. DOI: https:// doi.org/10.1055/s-2006-959462
- Lal, B. and K. N. Singh. 2008. Indigenous herbal remedies used to cure skin disorders by the natives of Lahaul-Spiti in Himachal Pradesh. Indian Journal of Traditional Knowledge 7(2): 237-241.
- Lans, C. 2007. Comparison of plants used for skin and stomach problems in Trinidad and Tobago with Asian ethnomedicine. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 3: 3. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-3-3
- Leporatti, M. L. and P. M. Guarrera. 2007. Ethnobotanical remarks in Capitanata and Salento areas (Puglia, Southern Italy). Etnobiología 5(1): 51-64.
- Lev, E. 2006. Ethno-diversity within current ethnopharmacology as part of Israeli traditional medicine - A review. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 2: 4. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-2-4
- Luna-José, A. L., L. Montalvo-Espinosa and B. Rendón-Aguilar. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 72: 107-117.
- Mahbubur Rahman, A. H. M., S. Akter, R. Rani and A. K. M Rafiul Islam. 2015. Taxonomic study of leafy vegetables at Santahar Pouroshova of District Bogra, Bangladesh with emphasis on medicinal plants. International Journal of Advanced Research 3(5): 1019-1036.
- Maiza, K., V. Hammiche and F. Maiza-Benabdesselam. 2011. Traditional medicine in North Sahara: the "deffi". Life Sciences Leaflets 16: 551-560.
- Maldonado-Almanza, B. J. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. Pp. 1-149.
- Malla, B. and R. B. Chhetri. 2009. Indigenous knowledge on ethnobotanical plants of Kavrepalanchowk District.



- Kathmandu University Journal of Science, Engineering and Technology 5(2): 96-109.
- Manzur-ul-Kadir Mia, M., M. Fahim Kadir, M. Shahadat Hossan and M. Rahmatullah. 2009. Medicinal plants of the Garo tribe inhabiting the Madhupur forest region of Bangladesh. American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture 3(2): 165-171.
- Martínez, G. J. and G. E. Barboza. 2010. Natural pharmacopoeia used in traditional Toba medicine for the treatment of parasitosis and skin disorders (Central Chaco, Argentina). Journal of Ethnopharmacology 132(1): 86-100. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2010.07.049
- Medina, C. 2003. La flora: riqueza, diversidad y sus relaciones fitogeográficas. In: Velázquez, A., A. Torres and G. Bocco (eds.). Las Enseñanzas de San Juan. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F., México. Pp. 165-200.
- Mercado-Vargas, H. and M. Palmerín Cerna. 2012. El Estado de Michoacán y sus regiones turísticas. Fundación Universitaria Andaluza Inca Garcilaso. Málaga, España. Pp. 1-139.
- Mollik, M. A. H., M. S. Hossan, A. K. Paul, M. Taufiq-Ur-Rahman, R. Jahan and M. Rahmatullah. 2010. A comparative analysis of medicinal plants used by folk medicinal healers in three districts of Bangladesh and inquiry as to mode of selection of medicinal plants. Ethnobotany Research and Applications 8: 195-218. DOI: https://doi.org/10.17348/era.8.0.195-218
- Monroy-Ortiz, C., E. García-Moya, A. Romero-Manzanares, C. Sánchez-Quintanar, M. Luna-Cavazos, E. Uscanga-Mortera, J. S. Flores-Guido and V. González-Romero. 2013. Plants of local interest for medicinal and conservation purposes in Morelos, Mexico. Studies on Ethno-Medicine 7(1): 13-26. DOI: https://doi.org/10.108 0/09735070.2013.11886443
- Monzote, L., M. García, A. A. Montalvo, R. Linares and R. Scull. 2009. Effect of oral treatment with the essential oil from *Chenopodium ambrosioides* against cutaneous leishmaniasis in BALB/c mice, caused by *Leishmania amazonensis*. Research in Complementary Medicine 16(5): 334-338. DOI: https://doi.org/10.1159/000237741

- Muñoz-Velázquez, E. E., K. Rivas-Díaz, M. G. F. Loarca-Piña,
 S. Mendoza-Díaz, R. Reynoso-Camacho and M. Ramos-Gómez. 2012. Comparación del contenido fenólico,
 capacidad antioxidante y actividad antiinflamatoria de infusiones herbales comerciales. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 3(3): 481-495.
- Nath, M. and M. D. Choudhury. 2010. Ethno-medico-botanical aspects of Hmar tribe of Cachar district, Assam (Part I). Indian Journal of Traditional Knowledge 9(4): 760-764.
- Navarrete-Heredia, J. L. and V. H. Gómez Flores. 2005. Aspectos etnoentomológicos acerca de *Paederus* sp. (Coleoptera: Stanphylinidae) en Mascota, Jalisco, México. Dugesiana 12(1): 9-18.
- Navarro Pérez, L. C. and S. Avendaño Reyes. 2002. Flora útil del municipio de Astacinga, Veracruz, México. Polibotánica 14: 67-84.
- Navarro, V., M. L. Villarreal, G. Rojas and X. Lozoya. 1996. Antimicrobial evaluation of some plants used in Mexican traditional medicine for the treatment of infectious diseases. Journal of Ethnopharmacology 53(3): 143-147. DOI: https://doi.org/10.1016/0378-8741(96)01429-8
- Neamsuvan, O. and P. Bunmee. 2016. A survey of herbal weeds for treating skin disorders from Southern Thailand: Songkhla and Krabi Province. Journal of Ethnopharmacology 193: 574-585. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2016.09.048
- Nicholson, M. S. 1991. The market medicinal plants of Monterrey, Nuevo León, Mexico. Master Thesis. Eastern Illinois University. Illinois, USA. Pp. 1-188.
- Njoroge, G. N. and R. W. Bussmann. 2007. Ethnotherapeutic management of skin diseases among the Kikuyus of Central Kenya. Journal of Ethnopharmacology 111(2): 303-307. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2006.11.025
- Okuma, C. H., A. M. Pereira, A. L. P. de Souza, F. M. Tasca, J. V. Visentainer, J. Mazucheli, J. C. Palazzo de Mello, T. Ueda-Nakamura, B. P. Dias-Filho and C. V. Nakamura. 2011. In vitro melanogenic activity of *Macadamia integrifolia* oil and clinical pilot study of a pharmaceutical formulation in patients with vitiligo. Latin American Journal of Pharmacy 30(7): 1336-1341.

- Oliveira, D. F., A. C. Pereira, H. C. P. Figueiredo, D. A. Carvalho, G. Silva, A. S. Nunes, D. S. Alves and H. W. P. Carvalho. 2007. Antibacterial activity of plant extracts from Brazilian southeast region. Fitoterapia 78(2): 142-145. DOI: https://doi.org/10.1016/j.fitote.2006.09.027
- Ong, H. C. and M. Nordiana. 1999. Malay ethno-medico botany in Machang, Kelantan, Malaysia. Fitoterapia 70(5): 502-513. DOI: https://doi.org/10.1016/S0367-326X(99)00077-5
- Ong, H. C., R. M. Zuki and P. Milow. 2011. Traditional knowledge of medicinal plants among the Malay Villagers in Kampung Mak Kemas, Terengganu, Malaysia. Studies on Ethno-Medicine 5(3): 175-185. DOI: https://doi.org/10.1080/09735070.2011.11886407
- Orduña Trejo, C., A. Castro Campillo and J. Ramírez Pulido. 1999. Mammals from the Tarascan Plateau, Michoacán, México. Revista Mexicana de Mastozoología 4(1): 53-68.
- Ouhaddou, H., H. Boubaker, F. Msanda and A. El Mousadik. 2015. An ethnobotanical study of medicinal plants of the Agadir Ida Ou Tanane province (southwest Morocco). Journal of Applied Biosciences 84(1): 7707-7722. DOI: https://doi.org/10.4314/jab.v84i1.5
- Paek, S. Y., A. Koriakos, S. Saxton-Daniels and A. G. Pandya. 2012. Skin diseases in rural Yucatán, Mexico. International Journal of Dermatology 51(7): 823-828. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-4632.2011.05190.x
- Palmese, M. T., R. E. Uncini Manganelli and P. E. Tomei. 2001. An ethno-pharmacobotanical survey in the Sarrabus district (south-east Sardinia). Fitoterapia 72(6): 619-643. DOI: https://doi.org/10.1016/S0367-326X(01)00288-X
- Panda, A. and M. K. Misra. 2011. Ethnomedicinal survey of some wetland plants of South Orissa and their conservation. Indian Journal of Traditional Knowledge 10(2): 296-303.
- Parvez Rana, M., M. Shawkat Islam Sohel, S. Akhter and M. Jahirul Islam. 2010. Ethno-medicinal plants use by the Manipuri tribal community in Bangladesh. Journal of Forestry Research 21(1): 85-92. DOI: https://doi.org/10.1007/s11676-010-0015-1
- Pascual, L. M. 1994. Estudios etnobotánicos en la provincia de Castellón. Natura Medicatrix 37: 22-29.

- Pieroni, A. and M. E. Giusti. 2008. The remedies of the folk medicine of the Croatians living in Ćićarija, Northern Istria. Collegium Antropologicum 32(2): 623-627.
- Pieroni, A., M. E. Giusti, H. Münz, C. Lenzarini, G. Turković and A. Turković. 2003. Ethnobotanical knowledge of the Istro-Romanians of Žejane in Croatia. Fitoterapia 74(7-8): 710-719. DOI: https://doi.org/10.1016/j. fitote.2003.06.002
- Policepatel, S. S. and V. G. Manikrao. 2013. Ethnomedicinal plants used in the treatment of skin diseases in Hyderabad Karnataka region, Karnataka, India. Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine 3(11): 882-886. DOI: https://doi.org/10.1016/S2221-1691(13)60173-2
- Pollio, A., A. De Natale, E. Appetiti, G. Aliotta and A. Touwaide. 2008. Continuity and change in the Mediterranean medical tradition: *Ruta* spp. (Rutaceae) in Hippocratic medicine and present practices. Journal of Ethnopharmacology 116(3): 469-482. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2007.12.013
- Pommier, P., F. Gomez, M. P. Sunyach, A. D'Hombres, C. Carrie and X. Montbarbon. 2004. Phase III randomized trial of *Calendula officinalis* compared with trolamine for the prevention of acute dermatitis during irradiation for breast cancer. Journal of Clinical Oncology 22(8): 1447-1453. DOI: https://doi.org/10.1200/JCO.2004.07.063
- Prashantkumar, P. and G. M. Vidyasagar. 2008. Traditional knowledge on medicinal plants used for the treatment of skin diseases in Bidar district, Karnataka. Indian Journal of Traditional Knowledge 7(2): 273-276.
- Preethi, K. C. and R. Kuttan. 2011. Wound healing activity of flower extract of *Calendula officinalis*. Journal of Basic and Clinical Physiology and Pharmacology 20(1): 73-80. DOI: https://doi.org/10.1515/JBCPP.2009.20.1.73
- Priya, K. and S. Sharma. 2014. Ethno-botanical importance of some tree species in Jammu District, J&K. International Journal of Science and Research 3(11): 2795-2798.
- Ramya, S., C. Rajasekaran, R. Sivaperumal, A. Krishnan and R. Jayakumararaj. 2008. Ethnomedicinal perspectives of botanicals used by Malayali Tribes in Vattal Hills of Dharmapuri (TN), India. Ethnobotanical Leaflets 12: 1054-1060.



- Regassa, R. 2013. Assessment of indigenous knowledge of medicinal plant practice and mode of service delivery in Hawassa city, southern Ethiopia. Journal of Medicinal Plants Research 7(9): 517-535. DOI: https://doi.org/10.5897/JMPR12.1126
- Rexhepi, B., B. Mustafa, A. Hajdari, J. Rushidi-Rexhepi, C. L. Quave and A. Pieroni. 2013. Traditional medicinal plant knowledge among Albanians, Macedonians and Gorani in the Sharr Mountains (Republic of Macedonia). Genetic Resources and Crop Evolution 60(7): 2055-2080. DOI: https://doi.org/10.1007/s10722-013-9974-3
- Rodríguez-Chávez, J. L., V. Egas, E. Linares, R. Bye, T. Hernández, F. J. Espinosa-García and G. Delgado. 2017. Mexican arnica (*Heterotheca inuloides* Cass. Asteraceae: Astereae): ethnomedical uses, chemical constituents and biological properties. Journal of Ethnopharmacology 195: 39-63. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2016.11.021
- Romero-Cerecero, O., H. Reyes-Morales, L. Aguilar-Santamaría, M. Huerta-Reyes and J. Tortoriello-García. 2009. Use of medicinal plants among patients with Diabetes mellitus type 2 in Morelos, Mexico. Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas 8(5): 380-388.
- Sabeen, M. and S. S. Ahmad. 2009. Exploring the folk medicinal flora of Abbotabad City, Pakistan. Ethnobotanical Leaflets 13: 810-833.
- Sarma, S. K. and M. Saikia. 2010. Utilization of wetland resources by the rural people of Nagaon district, Assam. Indian Journal of Traditional Knowledge 9(1): 145-151.
- Shah, B., F. Sheth and M. Parabia. 2011. Documenting Grandmas' prescriptions for skin ailments in Valsad district, Gujarat. Indian Journal of Traditional Knowledge 10(2): 372-374.
- Sharma, A., R. D. C. Flores-Vallejo, A. Cardoso-Taketa and M. L. Villarreal. 2017. Antibacterial activities of medicinal plants used in Mexican traditional medicine. Journal of Ethnopharmacology 208: 264-329. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2016.04.045
- Sharma, J., S. Gairola, Y. P. Sharma and R. D. Gaur. 2014. Ethnomedicinal plants used to treat skin diseases by Tharu community of district Udham Singh Nagar, Uttarakhand,

- India. Journal of Ethnopharmacology 158(Part A): 140-206. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jep.2014.10.004
- Silja, V. P., K. S. Varma and K. V. Mohanan. 2008. Ethnomedicinal plant knowledge of the Mullu kuruma tribe of Wayanad district, Kerala. Indian Journal of Traditional Knowledge 7(4): 604-612.
- Singh, K. K. 1997. Studies on native medicine of Jaunsari Tribe of Dehradun District, Uttar Pradesh, India. International Journal of Pharmacognosy 35(2): 105-110. DOI: https://doi.org/10.1076/phbi.35.2.105.13289
- Storm, A., E. Benfeldt, S. E. Andersen and J. Serup. 2008. A prospective study of patient adherence to topical treatments: 95% of patients underdose. Journal of the American Academy of Dermatology 59(6): 975-980. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jaad.2008.07.039
- Tahvilian, R., S. Shahriari, A. Faramarzi and A. Komasi. 2014. Ethno-pharmaceutical formulations in Kurdish ethnomedicine. Iranian Journal of Pharmaceutical Research 13(3): 1029-1039.
- Takahashi, M., Y. Asikin, K. Takara and K. Wada. 2012. Screening of medicinal and edible plants in Okinawa, Japan, for enhanced proliferative and collagen synthesis activities in NB1RGB human skin fibroblast cells. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry 76(12): 2317-2320. DOI: https://doi.org/10.1271/bbb.120478
- Tolossa, K., E. Debela, S. Athanasiadou, A. Tolera, G. Ganga and J. G. Houdijk. 2013. Ethno-medicinal study of plants used for treatment of human and livestock ailments by traditional healers in South Omo, Southern Ethiopia. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 9: 32. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-9-32
- Torri, M. C. 2013. A medicina tradicional na América do Sul e as relações complexas entre os valores culturais, espirituais e terapêuticos das plantas. Revista de Geografia (Recife) 30(3): 6-23.
- Uddin, M. Z., M. A. Hassan, M. Rahman and K. Arefin. 2012. Ethno-medico-botanical study in Lawachara National Park, Bangladesh. Bangladesh Journal of Botany 41(1): 97-104. DOI: https://doi.org/10.3329/bjb.v41i1.11087
- Ugulu, I. 2012. Fidelity level and knowledge of medicinal plants used to make Therapeutic Turkish Baths. Studies

- on Ethno-Medicine 6(1): 1-9. DOI: https://doi.org/10.108 0/09735070.2012.11886413
- Van der Nat, J. M., W. G. van der Sluis, K. T. D de Silva and R. P. Labadie. 1991. Ethnopharmacognostical survey of *Azadirachta indica* A. Juss (Meliaceae). Journal of Ethnopharmacology 35(1): 1-24. DOI: https://doi.org/10.1016/0378-8741(91)90131-V
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 87(3): 559-902. DOI: https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017
- Villena, C. A. and J. L. Arroyo. 2012. Efecto antiinflamatorio del extracto hidroalcohólico de *Oenothera rosea* (yawar

- socco) en ratas con inducción a la inflamación aguda y crónica. Ciencia e Investigación 15(1): 15-19.
- Vivekraj, P. and V. Anandgideon. 2015. Medico-ethno botany: a survey of Topsengattupatti Pachamalai Hills of eastern ghats in Tamilnadu, South India. Advances in Applied Science Research 6(12): 59-63.
- Zacchino, S., M. G. Derita and M. J. Svetaz. 2012. Discovery of antifungal plants in Argentinean San Luis Province: ethnomedical information or random selection? Revista Eletrônica de Farmácia 9(1): 18-39. DOI: https://doi.org/10.5216/ref.v9i1.17775



Appendix: Plants used by inhabitants from the Purépecha Plateau for the treatment of dermatological conditions: use value (UV), fidelity level (FL), modes of preparation and ethnomedicinal studies.

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
PTERIDOPHYTA						
Pteridaceae						
Adiantum capillus-veneris L. (256871)	cilantrillo	yes	0.03/rash (66.7), skin bumps (66.7)	The infusion of the whole plant is used for washing the affected area.	North-West Frontier Province, Pakistan, for measles treatment.	Abbasi et al., 2010.
GYMNOSPERMAE						
Pinaceae						
Pinus leiophylla Schiede ex Schltdl. & Cham. (256882)	pino	yes	0.05/skin inflammation (75), hematomas (25), psoriasis (25), skin bumps (25)	The alcoholic extract of its bark is used in fomentation form on the affected area. The oil obtained from the distillation of its resin is used to prepare ointments.	Mexico, for treating dermatitis.	BDMTM, 2009.
ANGIOSPERM						
Acanthaceae						
Justicia spicigera Schltdl. (256899)	muicle	yes	0.12/skin inflammation (50), rash (30), blemishes (20), insect bites (20), varicose veins (10)	The infusion or decoction of the flowers and leaves is used for the washing on affected area. They are also used as foments. The leaves infusion is taken orally.	Mexican medicine, to purify the blood as well as in erysipelas, syphilis, scabies, tumors, pimples and skin inflammations. In Guatemala, for treating eruptions and erysipelas.	Cáceres et al., 1987; Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009; Ávila-Uribe et al., 2016.
Adoxaceae						
Sambucus nigra L. (256844)	sauco, cundemba	yes	0.05/cuts (50), burns (25), pruritus (25), rash (25)	The leaves are rubbed on the affected area. The decoction of leaves and bark is used to wash the lesions. With the aqueous bark extract ointments are made.	Spain, Italy and Malta for treating scalps, erysipelas and other skin disorders.	Guarrera et al., 2005; Benítez et al., 2010; Caruana and Attard, 2016.
Amaranthaceae						
Alternanthera caracasana Kunth (256863)	tianguis	yes	0.09/rash (62.5), skin bumps (50), varicella (25)	The infusion of the whole plant is used for washing the affected skin area.	Mexico, used for skin washes.	Canales-Martínez et al., 2005.
Chenopodium ambrosioides L. (256898)	epazote	no	0.02/cuts (100)	The decoction from leaves is used for washing the affected skin area.	Cuba, for cutaneous leishmaniasis. In Guatemala, for burns, skin irritation and wounds.	Cáceres et al., 1987; Monzote et al., 2009.
Iresine interrupta Benth. (256862)	hierba de arlomo	yes	0.08/insect bites (100), warts (28.6) psoriasis (14.3)	The aerial part is crushed, and the paste or tincture is applied on skin lesions. The infusion of leaves is used for washing the affected area.	Mexican traditional medicine, for insect bites.	BIOAGRICOOP, 1998; Navarrete- Heredia and Gómez Flores, 2005.

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	•	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Amaryllidaceae						
Allium cepa L. (256837)	cebolla	no	0.09/burns (50), hematomas (37.5), hair fall (12.5)	The bulb is crushed, and the paste is applied on affected skin area.	Reported in Mexico for the treatment of cuts, skin bumps and hair fall. Tharu community in India used it for the treatment of ringworm and skin allergy. In the Sarrabus region, Italy, used as antiherpetic. In North Pakistan for treating soothe irritation caused by scorpion and hornet stings. In Edo State, Nigeria for rashes and stings. In Central Chaco, Argentina, for bites and warts. In Terengganu, Malaysia, for treating cuts, sores, pimples and abscess. In Morocco for	Palmese et al., 2001; Egharevba and Ikhatua, 2008; BDMTM, 2009; Martínez and Barboza, 2010; El Mansouri et al., 2011; Ong et al., 2011; Akhtar et al., 2013; Sharma et al., 2014.
Allium sativum L.	ajo	no	0.13/fungal infections (54.5), calluses (18.2), psoriasis (18.2), skin bumps (18.2), warts (18.2), superficial infections (18.2), skin inflammation (9.1), varicose veins (9.1)	The bulb is crushed, and the paste is applied on affected skin area. Its alcoholic extract is applied externally on lesions. With the oily bulb extract ointments are prepared.	leprosy and skin cancer. Sarrabus region, Italy, used against insect bites to lessen the pruritus. In North Pakistan for treating soothe irritation caused by scorpion and hornet stings. In Central Chaco, Argentina, for bites and warts. In Terengganu, Malaysia for treating stings, bites, and cuts. In Mexico, for warts, ringworm, varicose veins and insect stings.	Palmese et al., 2001; Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009; Martínez and Barboza, 2010; Ong et al., 2011; Akhtar et al., 2013.
Anacardiaceae						
Amphipterygium adstringens Schiede ex Standl. (256881)	cuachalalate	yes	0.15/cuts (92.3), skin inflammation (38.5), burns (15.4), rash (15.4), infections with abscesses (7.7), insect bites (7.7), skin bumps (7.7)	The decoction of its bark is taken orally and is also used for washing lesions. The aqueous bark extract is used for ointment preparation.	Mexican traditional medicine for wounds, pimples, scabs, bumps, abscesses, skin inflammation, hair loss and blemishes.	Cuevas Figueroa, 2005; BDMTM, 2009.
Schinus molle L. (256869)	pirul	no	0.02/cuts (50), psoriasis (50)	The alcoholic extract from leaves is used in fomentation form.	Mexican traditional medicine, as cicatrizing agent. In Brazil, as cicatrizing agent.	Oliveira et al., 2007; BDMTM, 2009.



Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Annonaceae Annona cherimola Mill. (256909)	chirimoyo	no	0.02/skin inflammation (50)	The infusion of leaves is taken orally.	Mexico for treatment of bruising, dandruff, skin infections and pimples.	BDMTM, 2009.
Apiaceae Eryngium beecheyanum Hook. f. & Arn. (256900)	hierba del sapo	yes	0.02/skin inflammation (100)	The infusion of the aerial part is taken orally. Additionally, it is used in fomentation form on skin.	Not reported.	
Apocynaceae Asclepias curassavica L. (256905)	dominguilla	no	0.08/skim bumps (57.1), warts (42.9), calluses (28.6)	The latex of leaves and stems is applied on the skin injury, avoiding contact with healthy skin.	Mexico, for treating skin bumps, scabies, erysipelas, edemas, stings of insects and wounds.	BDMTM, 2009.
Asphodelaceae Aloe vera (L.) Burm. f. (256851)	sábila	no	0.37/cuts (62.5), skin inflammation (28.1), hair fall (21.9), hematomas (21.9), burns (18.8), superficial infections (9.4), infections with abscesses (6.3), insect bites (6.3), skin bumps (6.3), fungal infections (3.1), psoriasis (3.1), skin care (3.1)	The pulp of the fresh or roasted leaves is applied on the affected area. The pulp is also used as shampoo.	broadly used for the treatment of dermatological affections. Used in Mexico, for skin swelling and erysipelas as cicatrizing agent. Additionally, it is used for sunburns, bumps and melasma. In Kelantan, Malaysia, it is used to prevent pimples and to smooth the skin. In district of Tamil Nadu, India, for hair growth. Israelis used it for wound healing. In Wayanad district, India for dandruff treatment.	Ong and Nordiana, 1999; Lev, 2006; Silja et al., 2008; Andrade-Cetto, 2009 BDMTM, 2009; Benítez et al., 2010.
Asteraceae						
Artemisia ludoviciana Nutt. (256888) Artemisia mexicana Willd. ex Spreng. (256907)	picanardo, prodigiosa estafiate	yes	0.07/skin inflammation (100) 0.02/skin inflammation (100)	The aerial part is used as tincture or infusion, using the oral dosage form. The infusion of the aerial part is taken orally. The alcoholic extract of the aerial part is used in fomentation form on affected area.	Mexican traditional medicine for treating skin bumps and wounds. Mexican traditional medicine, to relieve swelling of the feet.	BDMTM, 2009. Nicholson, 1991.
Bidens pilosa L. (256838)	aceitilla	yes	0.05/cuts (75), skin bumps (50), hair fall (25)	The infusion and decoction of the aerial parts are used for washing the affected skin area.	Mexican traditional medicine, for treating wounds, hair loss, skin irritation, skin inflammation, and burns. In Trinidad and Tobago for baby bath and cuts.	Andrade-Cetto, 2009 BDMTM, 2009; Lan 2007.

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Calendula officinalis L. (256876)	caléndula, virreina	no	0.17/cuts (53.3), pruritus (26.7), skin inflammation (20), psoriasis (20), burns (13.3), insect bites (13.3), rash (13.3), superficial infections (13.3), blemishes (6.7), skin bumps (6.7)	The infusion of leaves and flowers is taken orally. Additionally, it is used in fomentation form and for washing the skin lesions. The alcoholic extract from leaves and flowers is applied in the affected skin area, being also used in ointment preparation.	Widely used for the treatment of skin diseases. In Eastern Sikkim Himalayan Region, it is used in healing wounds, ulcers and burns. In Turkey, this plant is reported in baths for dry skin. In Mexican traditional medicine, for treating wounds as disinfectant and antinflammatory agent.	BDMTM, 2009; Das et al., 2012; Ugulu, 2012.
Erigeron delphinifolius Willd. (256846)	árnica blanca	yes	0.08/skin inflammation (85.7), hematomas (14.3)	The infusion from its flowers and leaves is taken orally. Additionally, it is applied in fomentation form on the affected skin area.	Mexico, for treating hematomas.	Bello-González et al., 2015.
Heterotheca inuloides Cass. (256858)	árnica	yes	0.53/skin inflammation (56.5), hematomas (45.7), cuts (28.3), infections with abscesses (4.3), skin bumps (4.3), skin care (4.3), superficial infections (4.3), insect bites (2.2), rash (2.2), varicella (2.2), varicose veins (2.2)	The infusion from its leaves and flowers is taken orally being also used in fomentation form as well as for washing the affected skin area. The alcoholic extract is used on the skin, being a part of preparation of ointments. The infusions of the plant are used in a steam bath for skin health "temazcal".	Mexico, for the treatment of wounds, internal and external blows, bruises, cutaneous lesions, infected or not, such as pimples, sores, bruises, hives, baby scrapes, erysipelas and skin inflammation.	Navarro Pérez and Avendaño Reyes, 2002; Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009; Monroy-Ortiz et al., 2013; Bello-González et al., 2015.
Lactuca sativa L.	lechuga	no	0.03/rash (100)	The infusion of its leaves is used as a bath.	Jordanian traditional medicine, it is used as emollient and hair tonic.	Al-Khalil, 1995.
Matricaria recutita L. (256875)	manzanilla	no	0.12/cuts (30), rash (30), blemishes (10), hematomas (10), skin inflammation (20), pruritus (20), skin bumps (10), superficial infections (10)	The infusion of the aerial part of this plant, mainly its flowers, is used in fomentation form and for washing the skin area. The oily flower extract is applied at the injury site.	Its cosmetic value has been established through years of traditional use worldwide. In Mexico, it is used for scorpion stings, wound washing, removal of pimples and to lighten the hair. Among Albanians, Macedonians and Gorani in the Sharr Mountains, it is used for wound healing. In Kopaonik Mountain (Central Serbia) used externally for skin and mucous complaints (burns, wounds and ulcers). In the Potosi Department, Bolivia, it is used for wounds and acne.	2007; BDMTM, 2009; Rexhepi et al., 2013.



Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Montanoa tomentosa Cerv. (256859)	gobernadora	yes	0.03/rash (100), insect bites (66.7)	The infusion of the aerial part is taken orally, being used to wash the affected area.	Mexico, to treat a cultural disease called "burned" in which a woman may have blemishes, hematomas and skin inflammation after childbirth.	BDMTM, 2009; Gómez Aiza, 2013; Ávila-Uribe et al., 2016.
Piqueria trinervia Cav. (256861)	culikumanchicua	yes	0.01/cuts (100)	The infusion of its aerial parts is taken orally. Moreover, it is used for washing the affected skin area.	Mexico, it is used to treat skin bumps and hives, for washing wounds and controlling the measles and rash.	BDMTM, 2009.
Senecio salignus DC. (256877)	jara amarilla	no	0.06/hematomas (40), skin bumps (40), cuts (20), skin inflammation (20),	The decoction of flowers and leaves is used to wash the skin and in fomentation form on the affected area. The leaves are crushed with salt and the paste is applied on the injury site.	Abbotabad City, Pakistan used against snake bite and as antiseptic over wounds. It is also used for treating swelling of joints.	Sabeen and Ahmad, 2009.
Sonchus oleraceus L. (256879)	achicoria	no	0.03/cuts (100), burns (33.3)	The decoction of the aerial part is used in fomentation form and for washing the affected area. The aerial part is crushed, and the paste is applied at the site of injury.	Mexico, it is used for rash and blemishes treatment. Malayali tribes in Dharmapuri, India use it externally on wounds. In Italy and Spain, it is used for treating warts.	Guarrera et al., 2005; Ramya et al., 2008; BDMTM, 2009; Benítez et al., 2010; Bello-González et al., 2015.
Stevia serrata Cav. (256860)	hierba de burra	yes	0.03/rash (100), skin bumps (33.3)	The infusion of the flowers is taken orally and is used to wash the sites of injury.	Mexico used in cuts of feet.	Kinghorn, 2001.
Tagetes erecta L. (256847)	cempasúchil, guarecita	yes	0.03/cuts (66.7), rash (33.3)	The infusion of flowers and leaves is used for washing the skin. The flowers are rubbed directly on the affected area.	Mexican traditional medicine, for treating erysipelas, wounds, rash, sores, warts and pimples. In Bangladesh, for treating eczema, abscess, acne, boils, scabies, itch, infections, dermatitis, rash, sores, scar and warts. In Iran, for treating wounds.	Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009; Mollik et al., 2010; Amiri and Joharchi, 2013.
Tagetes filifolia Lag. (256840)	anís de grano	yes	0.07/skin bumps (83.3), cuts (16.7), rash (16.7)	The infusion of the grains is taken orally and is applied in fomentation form. The aerial parts are crushed, and the paste is applied at the injury site.	Mexico, it is used in baths for skin care. In Argentinian traditional medicine, for itch, and healing infected wounds.	BDMTM, 2009; Zacchino et al., 2012.

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Tagetes Incida Cav. (256843)	santa María	yes	0.05/cuts (100), skin care (25), superficial infections (25)	The infusion of the aerial part is used for washing the affected area.	Mexican traditional medicine, for varicose veins and skin inflammation.	BDMTM, 2009.
Tagetes remotiflora Kunze (256839)	cinco llagas	no	0.05/cuts (100), superficial infections (50)	The infusion from the aerial part or roots is used for washing the affected area. The flowers and leaves are also used as infusion.	Not reported.	
Tanacetum parthenium (L.) Sch. Bip. (256896)	bola de hilo	no	0.01/insect bites (100)	The infusion from the aerial part is taken orally and used for washing skin lesions.	Mexico, for skin inflammation. In Iran for hair care.	Andrade-Cetto, 2009; Amiri and Joharchi, 2013.
Taraxacum officinale F.H. Wigg. (256852)	diente de león	no	0.03/infections with abscesses (66.7), rash (33.3)	The infusion from the aerial part is used for washing the affected skin, being also taken orally.	Mexican traditional medicine, for treating skin bumps, scabies, abscesses, acne and skin infections. In Central Italy for treating warts.	Guarrera, 2005; Hurtado-Rico et al., 2006; Lal and Singh, 2008; BDMTM, 2009.
Tithonia diversifolia (Hemsl.) A. Gray (256922)	capitaneja	yes	0.06/cuts (40), infections with abscesses (40), superficial infections (40)	The infusion of flowers and leaves, for washing the skin affected area. It is also used for ointment preparation.	In Himachal Pradesh, to cure boils. Mexico, it is used to cure bumps, sores and wounds. In addition, it is used for scabies, pimples, blackheads and for removing itching. Among Kalanguya tribe in Philipines for treating cuts and wounds. In Western Uganda, as antifungal and antibacterial agent.	Kamatenesi-Mugisha et al., 2008; BDMTM, 2009; Balangcod and Balangcod, 2011.
Boraginaceae						
Borago officinalis L. (256850)	borraja	no	0.07/skin inflammation (50), pruritus (33.3), rash (33.3), psoriasis (16.7), skin bumps (16.7)	The infusion of the aerial part is taken orally and used for washing the affected area. Additionally, it is used in fomentation form.	Malta, for skin disorders and minor wounds.	Caruana and Attard, 2016.
Tournefortia mutabilis Vent. (256856)	hoja de lija	yes	0.03/cuts (66.7), superficial infections (66.7)	The decoction of the aerial part is used for washing the affected area.	Not reported.	
Brassicaceae						
Lepidium virginicum L. (256908)	panalillo	yes	0.03/infections with abscesses (100)	The infusion of flowers and leaves is used for washing skin.	Mexican traditional medicine, it is used for rash, burns and scrapes.	BDMTM, 2009.



Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Burseraceae						
Bursera bipinnata (DC.) Engl. (256867)	copal	yes	0.03/superficial infections (100), cuts (66.7)	The resin is applied directly on the injured skin.	Mexican traditional medicine on wounds and skin infections.	BDMTM, 2009.
Commelinaceae						
Commelina diffusa Burm. f. (256889)	hierba de pollo	yes	0.03/cuts (100), insect bites (33.3)	The decoction of the aerial part is taken orally and used for washing skin. The leaves are crushed, and the paste is applied directly on the lesions.	South Orissa, India, to heal burn injuries, itches, and boils. In Nagaon District, to stop bleeding of wounds and cuts.	Sarma and Saikia, 2010; Panda and Misra, 2011.
Convolvulaceae				A		
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. & Schult. (256878)	cazahuate	yes	0.02/infections with abscesses (100), burns (50)	The infusion of flowers and stems is used for washing the affected area.	Mexico, it is used for the treatment of hair loss and rash as well as to remove nails and for managing scorpion stings.	Hurtado-Rico et al., 2006; BDMTM, 2009.
Equisetaceae						
Equisetum hyemale var. affine (Engelm.) A.A. Eaton (256870)	cola de caballo	yes	0.05/skin inflammation (50), hair fall (50), fungal infections (25)	The infusion of the aerial part is taken orally and used for washing skin. A shampoo is also prepared with this plant.	Not reported.	
Euphorbiaceae						
Euphorbia nutans Lag. (256885)	hierba de la golondrina	yes	0.05/rash (100)	The infusion of the whole plant is used in fomentation form, baths and for washing the affected skin area.	Croatia, for treating warts.	Pieroni et al., 2003.
Euphorbia pulcherrima Willd. ex Klotzsch (256865)	noche buena, pascua	yes	0.03/skin bumps (100)	Leaf and stem latex are applied directly on the skin lesion.	Mexico, for treating warts, erysipelas, sores, skin infections and wounds. For the management of inflammations and blows. In Lawachara National Park, Bangladesh, for cut injury. In Central Nepal to relieve boils, it is also useful for treating skin diseases.	BDMTM, 2009; Malla and Chhetri, 2009; Uddin et al., 2012.
Fabaceae						
Caesalpinia coriaria (Jacq.) Willd. (256903)	cascalote	no	0.03/cuts (66.7), skin bumps (33.3)	The decoction of the fruits is used in fomentation form and for washing the affected skin area.	Mexican traditional medicine for scabies and blemishes. In Tamilnadu, South India for treatment of acne.	BDMTM, 2009; Vivekraj and Anandgideon, 2015.

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Fagaceae						
Quercus rugosa Née (256835)	encino	yes	0.05/superficial infections (75), cuts (50), burns (25), infections with abscesses (25), psoriasis (25)	The decoction of its bark is used for washing skin.	Mexico, for treating sores, skin ulcers and bumps.	Luna-José et al., 2003; BDMTM, 2009.
Geraniaceae						
Geranium seemannii Peyr. (256887)	pata de león	yes	0.02/cuts (100)	The infusion of the aerial part is used for washing skin.	Mexican traditional medicine for urticaria, scabies, wounds and skin inflammation, sores, pimples, scabs, bruises.	BDMTM, 2009; Bello-González et al., 2015; Ávila-Uribe et al., 2016.
Lamiaceae						
Agastache mexicana (Kunth) Linf & Epling Det. B. Bedolla (256916)	toronjil	yes	0.05/skin inflammation (75), psoriasis (25), rash (25)	The infusion of the aerial parts is taken orally. Additionally, it is used in fomentation form and for washing the affected skin areas.	Mexico, for burns and insect bites. It is also used as antiseptic.	Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009.
Clinopodium macrostemum (Moc. & Sessé ex Benth.) Kuntze (256910)	nurite, te del monte	yes	0.07/skin inflammation (83.3), insect bites (16.7)	The infusion of leaves is taken orally, being also used in fomentation form and baths.	Not reported.	
Lavandula officinalis Chaix (256913)	lavanda	no	0.05/skin care (75), hair fall (25), pruritus (25)		Southern Italy, in the preparation of anti-varicose mixtures.	De Feo et al., 1992.
Leonotis nepetifolia (L.) R. Br (256919)	castilleja	no	0.02/cuts (100), superficial infections (50)	The infusion of the aerial part is used for washing the affected skin area.	Bidar district, India, it is used for treating head sores. In Eastern Himalayan region of India for treating burns. In Middle (Grand) Caicos, Turks and Caicos Islands (West Indies) for treating eczemas, wound and skin disorders.	Halberstein, 1997; Kala, 2005; Prashantkumar and Vidyasagar, 2008.
Lepechinia caulescens (Ortega) Epling (256929)	salvia	yes	0.06/skin care (60), cuts (40), superficial infections (20)	The infusion of the aerial part of this plant is used to wash the sites of injury and in a steam bath "temazcal". The flower and leaf lotion is applied over the affected area.	Mexico, it is used to treat swelling and	Navarro Pérez and Avendaño Reyes, 2002; Bello-González et al., 2015.



Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Marrubium vulgare L. (256911)	manrubio	no	0.05/skin inflammation (100)	The infusion from the aerial part of this plant is used in fomentation form.	Mexico, it is used for blemishes, scabies, pimples, wounds, fungus, measles, dandruff and in cases of hair loss. In Southern Italy, it is used as disinfectant for small wounds. In North of Morocco, used to treat abscesses, in Spain for erysipelas and herpes.	Navarro Pérez and Avendaño Reyes, 2002; Leporatti and Guarrera, 2007; BDMTM, 2009; Benítez et al., 2010; Khabbach et al., 2012; Juárez-Vázquez et al., 2013.
Ocimum basilicum L. (256912)	albahacar	yes	0.02/blemishes (50), rash (50)	The infusion of the aerial part is used for washing skin. The leaves are crushed, and the paste is applied to the affected area.	Mexico, for skin bumps and infections, pimples and hair loss against ascaris and sting of scorpion. Also, it is used for varicose veins. In Kali Gandaki Watershed Area, Nepal, for the treatment of fungal skin infections. In West Cameroon, it is used against mosquito bites.	Navarro et al., 1996; Joshi and Joshi, 2000; Jiofack et al., 2008; BDMTM, 2009.
Origanum majorana L. (256920)	mejorana	no	0.03/rash (100)	The infusion of the aerial part is used as a bath.	Samnium popular medicine, for treatment of small abscesses and bruises.	Forgione et al., 2008.
Rosmarinus officinalis L. (256918)	romero	no	0.16/hair fall (35.7), skin care (28.6), insect bites (14.3), hematomas (7.1), skin inflammation (7.1), psoriasis (7.1), rash (7.1),	The infusion of the aerial part is used for washing skin and in fomentation form. It is also used as a hot bath in the "temazcal". The alcoholic extract of the aerial part is used in fomentation form in the sites of skin injury.	Mexico, it is used for skin problems, to heal wounds, cancer sores and measles. Additionally, it prevents hair loss, serves to wash hair and against dandruff. It is also used to treat blows. In North Sahara, this plant is used for beauty care, hair care, against snake bites and as cicatrizing agent. In Spain as antinflammatory agent. In Morocco, for treating wounds and skin cancer.	Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009; Benítez et al., 2010; El Mansouri et al., 2011; Maiza et al., 2011; Khabbach et al., 2012.
Salvia amarissima Ortega (256915)	chan	yes	0.03/skin inflammation (66.7), rash (33.3)	The infusion from the aerial parts of this plant is taken orally. It is also used for washing the affected skin area.	Mexico, for hair care.	INEGI, 2014.
Salvia leucantha Cav. (256914)	salvia	yes	0.05/skin care (100)	With its flowers an ointment is prepared and applied directly on the skin.	Not reported.	

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for	References
					dermatological conditions	
Salvia mexicana L. (256921)	contrabemberecua	yes	0.05/rash (75), insect bites	The infusion of its leaves is taken	Mexican traditional medicine for treating	Navarro Pérez and
			(25)	orally and used in fomentation form	skin bumps,	Avendaño Reyes,
				and for washing skin. Leaves are directly rubbed on the affected skin		2002.
				area.		
Salvia microphylla Kunth (256917)	mirto	yes	0.05/rash (50), hematomas	The infusion of the aerial part is	Mexico, it is used in dermal problems such	BDMTM, 2009.
			(25) skin inflammation (25)	taken orally, for washing skin and in	as pimples, rash, measles and for treating	
Lauragaga				fomentation form.	scarlet fever.	
Lauraceae Parrag amariagna Mill. (256873)	aguagato	N/OG	0.08/cuts (42.9),	The infusion and decoction of leaves	Mayiga for tracting times padis gashies	Hurtado Digo et al
Persea americana Mill. (256873)	aguacate	yes	hematomas (28.6), skin	and seeds are used in fomentation	Mexico, for treating tinea pedis, scabies, rash, bruises, hair loss, wounds and sores.	Hurtado-Rico et al., 2006; Andrade-Cetto,
			inflammation (28.6)	form and for washing skin. The fruit	In Morocco, for hair care.	2009; BDMTM, 2009;
			blemishes (14.3), hair fall	is crushed and directly applied on the		El Mansouri et al.,
			(14.3),	skin area.		2011; Bello-González
						et al., 2015.
Malvaceae						
Ceiba aesculifolia (Kunth) Britten & Baker f. (256868)	pochote	yes	0.02/rash (100)	The infusion of its bark is taken orally.	Mexico, for treating dermatitis and snake bites.	BDMTM, 2009.
Malva parviflora L. (256848)	malva silvestre	no	0.13/rash (81.8), cuts	The infusion of the aerial part or the	Mexico, it is used for treating the	Andrade-Cetto, 2009;
1 , , ,			(36.4), pruritus (18.2), skin	whole plant is used for baths, washes	inflammation caused by blows, wounds	BDMTM, 2009; El-
			inflammation (9.1), skin	and in fomentation form.	or abscesses. Additionally, it is used for	Ghazali et al., 2010;
			bumps (9.1)		deep bumps, cuts or wounds, stings of	Gebrezgabiher et al.,
					poisonous animals or spiders, lesions on	2013.
					the lips and purulent abscesses.	
					In Al-Rass province, Saudi Arabia, it is used for promoting hair growth. In Tigray	
					region, Northern Ethiopia, it is used for	
					treating anthrax.	
Sida haenkeana C. Presl (256849)	huinarí	yes		The flowers and leaves, mainly the	Not reported.	
			(9.1), hematomas (9.1)	leaves, are crushed with salt and the		
				paste is applied on the affected area.		



Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Meliaceae						
Azadirachta indica A. Juss. (256893)	neem	no	0.02/cuts (100), skin inflammation (50), psoriasis (50)	The infusion of the leaves is taken orally and used in fomentation form and for washing skin.	this plant appears in classical texts of Ayurveda for its positive effects on the skin. In Trinidad and Tobago, it is used for treating measles. In Morag, Nepal, it is used for scabies. In Coastal Karnataka, for wound healing and for managing herpes, scabies and ringworm. In Manipuri tribal community, Bangladesh, for skin diseases.	Van der Nat et al., 1991; Acharya and Pokhrel, 2006; Lans, 2007; Parvez Rana et al., 2010; Bhandary and Chandrashekar, 2011; Bhat et al., 2014.
Moraceae						
Ficus carica L. (256883)	higo	no	0.03/skin bumps (100)	The latex from leaves or stems is directly applied on the affected area.	Mexico for calluses, warts and hemorrhages. In North of Morocco, central Italy, and Spain, for treating warts.	Guarrera et al., 2005; BDMTM, 2009; Benítez et al., 2010; Khabbach et al., 2012.
Moringaceae						,
Moringa oleifera Lam. (256836)	moringa	no	0.03/skin inflammation (100), infections with abscesses (33.3), psoriasis (33.3)	The infusion of the leaves is taken orally and used in fomentation form. The seeds are eaten.	Ugandan rural communities for treating skin diseases. In Karnataka, India for eczema and for treating sores at the tip of penis. In Madhupur forest region of Bangladesh, for treating sores.	Harsha et al., 2003; Manzur-ul-Kadir Mia et al., 2009; Kasolo et al., 2010; Bhat et al., 2014.
Musaceae						
Musa paradisiaca L.	plátano	no	0.06/fungal infections (40.0), skin inflammation (40.0), skin bumps (20.0)	The skin of the fruit is rubbed on the affected area. The seed is broken and the infusion of this is taken orally.	Mexican traditional medicine, as cicatrizing agent. In Lawachara National Park, Bangladesh, for cut injury. In Valsad district, Gujarat, it is used for calluses.	BDMTM, 2009; Shah et al., 2011; Uddin et al., 2012.
Myrtaceae						
Luma apiculata (DC.) Burret (256872) Psidium sartorianum (O. Berg) Nied	arrayán bella rosa	no yes	0.03/rash (66.7), skin bumps (33.3) 0.01/rash (100)	The infusion of the aerial part is used for washing skin. The infusion of its aerial parts is used	Chile and Ecuador, for the skin care of women after childbirth. Mexican traditional medicine for scabies,	Torri, 2013. BDMTM, 2009.
(256892)	5011a 105a	y 03	0.01/1 u 5ii (100)	for washing skin.	hematomas, as cicatrizing and haemostatic agent.	DD1111111, 2007.

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	•	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Onagraceae						
Oenothera rosea L'Hér. ex Aiton (256845)	hierba del golpe	yes	0.21/hematomas (94.4), inflammation (33.3), cuts (5.6), rash (5.6)	The infusion of the aerial part is used for washing skin and in fomentation form on the affected area. The aerial part is crushed, and the paste is applied on the site of injury.	Mexican traditional medicine for treating apparent skin conditions such as infected lesions, bumps, sores, itching, erysipelas and scabies.	Navarro Pérez and Avendaño Reyes, 2002; Hurtado- Rico et al., 2006; Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009; Bello-González et al., 2015.
Papaveraceae						
Argemone ochroleuca Sweet (256880)	chicalote	yes	0.02/superficial infections (100), cuts (50)	The decoction of the aerial part is used for washing skin. The alcoholic extract of the aerial part is applied in fomentation form.	Mexico, it is used for the treatment of ringworm, scabies, hair loss, pimples, hives and warts. In Hawassa city, southern Ethiopia, for wound healing.	BDMTM, 2009; Regassa, 2013; Ávila- Uribe et al., 2016.
Bocconia arborea S. Watson (256901)	inguambo	yes	0.13/cuts (72.7), hematomas (36.4), skin inflammation (18.2)	The decoction of the bark is used in fomentation form and for washing skin. A piece of bark is placed in water and taken orally.	Mexican traditional medicine, for the treatment of scabies and warts.	BDMTM, 2009.
Phytolaccaceae				·		
Phytolacca icosandra L. (256897)	conguera	yes	0.05/superficial infections (50), cuts (25), psoriasis (25), skin care (25)	The infusion of the aerial part is used for washing skin. The leaves and fruits are rubbed directly in the area.	Mexico, it is used to prevent hair loss, against ringworm, measles, and dandruff. Additionally, it is used against the fungi and for treating skin bumps or wounds.	BDMTM, 2009; Bello-González et al., 2015; Ávila-Uribe et al., 2016.



Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	·		Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References		
Plantaginaceae							
Plantago major L. (256841)	llantén	no	0.05/cuts (75), infections with abscesses (50), superficial infections (50), skin inflammation (25), psoriasis (25)	The infusion of the aerial part is used in fomentation form and for washing skin.	Mexico, as an anti-inflammatory for bumps, wounds, mumps and abscesses. For pimples, wounds and purulent sores, to suppress hematomas. At Arunachal Pradesh, India for treating wound and inflammations. In Kurdish ethnomedicine, it is used topically by its analgesic, antinflammatory and wound healing properties. Among Croatians living in Northern Istria, it is applied externally as hemostatic and cicatrizing agent. In Zangelanlo district, Northeast Iran, for treating skin allergies. In Iran, for treating eczema.	Guarrera et al., 2005; Pieroni and Giusti, 2008; BDMTM, 2009; Das et al., 2012; Amiri and Joharchi, 2013; Tahvilian et al., 2014.	
Poaceae							
Avena sativa L.	avena	no	0.02/skin bumps (50.0), skin care (50.0)	The seed is soaked in water and ground, the resulting paste is used for preparing a soap that is applied on the skin area.	Mexican traditional medicine, for treating wounds, skin impurities and melasma. In Iran, for treating acne.	BDMTM, 2009; Amiri and Joharchi, 2013.	
Zea mays L. (256855)	maíz	yes	0.02/fungal infections (100)		Mexico, for skin care and as a hot bath in the "temazcal". In Iran, as anti-inflammatory agent.	BDMTM, 2009; Amiri and Joharchi, 2013.	
Polemoniaceae							
Loeselia mexicana (Lam.) Brand (256864)	espinosilla	yes	0.08/hair fall (42.9), skin inflammation (28.6), insect bites (28.6), varicella (28.6), fungal infections (14.3)	The infusion of the aerial part is taken orally, being also used in baths and washes.	Mexico, for hair loss, dandruff, oily hair, erysipelas, rubella, abscesses, and varicose veins.	BDMTM, 2009; Bello-González et al., 2015; Ávila-Uribe et al., 2016.	
Polygonaceae							
Polygonum capitatum BuchHam. ex D. Don (256886)	hierba de la golondrina	no	0.05/rash (50), hematomas (25), skim bumps (25)	The infusion of the whole plant is used for washing skin and baths.	Uttar Pradesh, India, for treating boils.	Singh, 1997.	

Scientific name (voucher specimen number	Vernacular name	Native plant	Use Value/Dermatological	Mode of preparation by inhabitants	Ethnomedicinal studies worldwide	References
in the herbarium IEB)		of Mexico conditions (fidelity level) from		from the Purépecha Plateau	mentioning the use of the species for	
Destacases					dermatological conditions	
Proteaceae			0.00 % 1.0 11 (66.7)			
Macadamia integrifolia Maiden & Betche (256891)	nogal de macadamia	no	0.03/hair fall (66.7), cuts (33.3)	The decoction from leaves is used in washing skin.	Brazilian traditional medicine, it is used against vitiligo.	Okuma et al., 2011.
Rosaceae	macadamia		(33.3)	washing skiii.	agamst vitingo.	
Eriobotrya japonica (Thunb.) Lindl. (256853)	níspero	no	0.02/cuts (100), superficial infections (100)	The infusion from its leaves is used for washing skin.	Mexican traditional medicine, for treating varicose veins. In Jammu District, India, for the treatment of skin diseases.	BDMTM, 2009; Priya and Sharma, 2014.
Prunus persica (L.) Batsch (256866)	durazno	no	0.03/rash (100), hematomas (33.3)	The infusion of its leaves is taken orally. It is also used for washing skin.	Mexico, for dry skin, rash, scrapes and wounds.	Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009.
Rosa gallica L. (256842)	rosa de castilla	no	0.08/skin bumps (57.1), rash (42.9), pruritus (28.6), blemishes (14.3)	The infusion of its flowers is taken orally. Additionally, it is used for washing skin and in fomentation form.	Mediterranean coast of Spain, its petals are a part of an ointment used for skin diseases.	Pascual, 1994.
Rutaceae						
Citrus aurantifolia Swingle	limón	no	0.06/blemishes (20), cuts (20), fungal infections (20), infections with abscesses (20), psoriasis (20)	The juice of the fruit is used in infusions and ointments to be applied on the affected area. The juice is placed in a copper bowl and allowed to stand overnight to be applied to the skin area in the morning.	Mexican traditional medicine, for treating skin spots and scabies. In Kelantan, Malaysia, for dranfurt treatment. In coastal parts of Karnataka, India, for boils. In Hmar tribe, in India for purulent boils. In Nicaragua Atlantic Coast for itching.	Barrett, 1994; Ong and Nordiana, 1999; BDMTM, 2009; Nath and Choudhury, 2010; Bhat et al., 2014.
Ruta graveolens L. (256890)	ruda	no	0.08/hematomas (28.6), rash (28.6), skin inflammation (14.3), psoriasis (14.3) skin bumps (14.3)	The infusion of the aerial part is used for washing skin and in fomentation form. The aerial part is roasted and placed in alcohol for foments. Fresh leaves are rubbed directly into the affected area.	Mexico, for treating varicose veins and wounds. In Mediterranean traditional medicine, against acne and as a topical analgesic.	Pollio et al., 2008; BDMTM, 2009.
Salicaceae						
Salix bonplandiana Kunth (256902)	eucalipto	yes	0.03/skin care (66.7), skin inflammation (33.3)	The infusion of the leaves is used as a hot bath in the "temazcal". The alcoholic extract from the leaves is used in fomentation form.	Mexican traditional medicine, for treating gangrene.	BDMTM, 2009.
Scrophulariaceae						
Buddleja sessiliflora Kunth (256904)	tepoja	yes	0.02/hair fall (100), rash (50.0)	The root is crushed and applied on the area. Root decoction is taken orally and used for washing skin.	Mexico, it is used in swellings, varicose veins and for healing wounds.	BDMTM, 2009.



Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)	Vernacular name	Native plant of Mexico	Use Value/Dermatological conditions (fidelity level)	Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References
Schisandraceae						
Illicium verum Hook. f.	anís estrella	no	0.10/skin bumps (100), rash (33.3), pruritus (11.1)	The infusion of its fruits is taken orally and used for washing skin and in fomentation form.	Malaysia, it is used in a mixture for itching.	Ong and Nordiana, 1999.
Solanaceae						
Brugmansia suaveolens (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Sweet (256884)	florifundio	no	0.03/hematomas (33.3), infections with abscesses (33.3), skin inflammation (33.3)	The infusion of its flowers and leaves is used in fomentation form and for washing skin.	Among Zapotecs of the Isthmus-Sierra (Oaxaca, Mexico), it is used for dermatological illness. In Sarban Hills, Abbottabad, KP, Pakistan, for treating skin disorders.	Frei et al., 1998; Ijaz et al., 2016.
Nicotiana tabacum L.	tabaco	no	0.02/fungal infections (50), psoriasis (50)	The ash from the cigarettes is placed on the affected skin area.	Mexico, for treating wounds, bruises, burns, pimples, rash, erysipelas, dermatitis, scabies, insect bites, herpes and inflammation. In Southern Ethiopia, against skin infections and external parasites. Among the tribals of Mizoram, India, for treating leucoderma, wounds and cuts	Bhardwaj and Gakhar, 2005; BDMTM, 2009; Tolossa et al., 2013.
Physalis pubescens L. (256874)	tomate	yes	0.08/rash (100)	The infusion of the fruit, mainly the shell, is used for baths and for washing skin.	Mexican traditional medicine, for treating wounds. In Spain, for burns.	BDMTM, 2009; Benítez et al., 2010.
Solanum nigrescens M. Martens & Galeotti (256857)	hierba mora	yes	0.09/rash (87.5), skin bumps (12.5), varicella (12.5)	The infusion of fruits and leaves is used for baths and for washing skin. The fruits are rubbed directly on the affected area.	Mexico, for wounds, eczema, erysipelas, bruises, rash, wounds, burns, abscesses, pimples, inflammation, insect bites, healing and hair care.	Navarro Pérez and Avendaño Reyes, 2002; Andrade-Cetto, 2009; BDMTM, 2009; Ávila-Uribe et al., 2016.
Solanum tuberosum L.	papa	no	0.05/burns (75), insect bites (25)	The tuber shell is rubbed in the area.	Mexico, to treat dandruff, hair loss, burns, swellings. In North of Morocco, for the treatment of burns. In Bangladesh, for swelling and skin rashes. In Romania, for wounds and swelling.	Pieroni et al., 2003; BDMTM, 2009; Khabbach et al., 2012; Mahbubur Rahman et al., 2015.

Scientific name (voucher specimen number in the herbarium IEB)			Mode of preparation by inhabitants from the Purépecha Plateau	Ethnomedicinal studies worldwide mentioning the use of the species for dermatological conditions	References		
Tropaeolaceae Tropaeolum majus L. (256895)	mastuerzo	hematomas (33.3), in fome Infections with abscesses extract		The infusion of the aerial part is used in fomentation form. The alcoholic extract from the seeds is used for washing skin affected area.	Mexico, for treating melasma and skin bumps. The Angami Tribe, India, used it to cure boils. Used in Uruguay, to prevent hair fall and dandruff, for inflammation, small burns and skin infections.	BDMTM, 2009; Grosso, 2010; Chase and Singh, 2013; Ávila-Uribe et al., 2016.	
Urticaceae Urtica subincisa Benth. (256906)	ortiga	yes	0.17/skin inflammation (80), varicose veins(60), skin bumps (6.7)	The alcoholic extract of the aerial part is applied in the form of fomentations. The infusion of its leaves is taken orally.			
Verbenaceae Aloysia citrodora Paláu (256894)	cedrón	yes	0.03/skin inflammation (100)	The infusion of the leaves is taken orally and applied in fomentation form.	Southwest of Morocco, it is used for skin care	Ouhaddou et al., 2015	
Verbena carolina L. (256854)	verbena	yes	0.06/hair fall (100)	The infusion of the whole plant is used to wash the area.	Mexico, it is used to treat hair loss, dandruff, rash, bruising, skin infection, pimples and wounds.	Navarro Pérez and Avendaño Reyes, 2002; BDMTM, 2009 Bello-González et al., 2015.	



Análisis estructural de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo del noreste de México

Structural analysis of an agroforestry area in a portion of the xeric shrubland of northeast of Mexico

Eduardo Alanís-Rodríguez¹, Alejandro Valdecantos-Dema^{2,3}, Pamela A. Canizales-Velázquez^{1,7}, Alejandro Collantes Chávez-Costa⁴, Ernesto Rubio-Camacho⁵, Arturo Mora-Olivo⁶

I Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales, carretera Linares-Cd. Victoria km 145, Apdo. postal 41, 67700 Linares, Nuevo León, México.

- 2 Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo (CEAM), Parque Tecnológico, calle Charles R. Darwin 14, Valencia, España.
- 3 Universidad de Alicante, Departamento de Ecología, Carretera San Vicente del Raspeig s/n, 03690 San Vicente del Raspeig, Alicante, España.
- 4 Universidad de Quintana Roo, División de Desarrollo Sustentable, Avenida Andrés Quintana Roo con calle 110 Sur s/n, 77600 Cozumel, Quintana Roo, México.
- 5 Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Centro-Altos de Jalisco, Centro de Investigación Regional Pacífico Centro, km 8 carretera libre Tepatitlán-Lagos de Moreno, Apdo. postal 56, 47600 Jalisco, México.
- 6 Universidad Autónoma de Tamaulipas, Instituto de Ecología Aplicada, División del Golfo 356, Col. Libertad, 87019 Cd. Victoria, Tamaulipas, México.
- 7 Autor para la correspondencia: pamela.canizalesvlz@uanl.edu.mx

Recibido: 12 de diciembre de 2017. Revisado: 13 de febrero de 2018. Aceptado: 23 de mayo de 2018. Primero en línea: 3 agosto de 2018. Publicado: 3 de octubre de 2018.

Citar como:

Alanís-Rodríguez, E., A. Valdecantos-Dema, P. A. Canizales-Velázquez, A. C. Chávez-Costa, E. Rubio-Camacho y A. Mora-Olivo. 2018. Análisis estructural de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo del noreste de México. Acta Botanica Mexicana 125: 133-156. DOI: 10.21829/abm125.2018.1329

DOI: 10.21829/abm125.2018.1329

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: Los estudios de comunidades vegetales permiten conocer los impactos causados por las actividades agrícolas y pecuarias, especialmente en las zonas áridas. El objetivo de este trabajo fue contrastar la diversidad, composición y estructura de los estratos arbóreo y arbustivo de tres áreas (Agroforestal, Regenerada y Referencia) del matorral xerófilo.

Métodos: Se establecieron tres áreas con cuatro sitios de muestreo de 1600 m² cada una, elegidos al azar, en donde se censaron y registraron los individuos arbóreos y arbustivos. En cada área se calcularon parámetros ecológicos, así como los índices de Shannon y Margalef.

Resultados clave: Considerando las tres áreas, se registró un total de 25 especies de plantas vasculares pertenecientes a 22 géneros y 15 familias. Fabaceae fue la familia mejor representada con nueve especies, siendo el género *Acacia* el que tuvo un mayor número (tres). Los valores de riqueza de especies, el índice de Shannon, índice de Margalef y abundancia, entre el área Referencia y Agroforestal, fueron similares, y en ambos los resultados fueron significativamente mayores que los valores del área Regenerada. El área Agroforestal presentó menor abundancia pero mayor dominancia comparada con las otras dos áreas estudiadas y fue el área que alcanzó el mayor porcentaje de similitud con el área de Referencia. **Conclusiones:** La actividad Agroforestal contribuye en cierta manera con el mantenimiento de la diversidad y la composición de plantas vasculares del matorral espinoso tamaulipeco estudiado; y dicha actividad no permite cambiar en gran medida la composición y estructura de este tipo de vegetación.

Palabras clave: composición, Fabaceae, matorral espinoso tamaulipeco, Shannon.

ABSTRACT:

Background and Aims: The studies of plant communities allow to know the impacts caused by the agricultural and livestock activities, especially in arid zones. The objective of this work was to contrast the diversity, composition and structure of the arboreal and shrub strata of three areas (Agroforestry, Regenerated and Reference) of the xerophilous scrub.

Methods: In each area four sampling sites of 1600 m² each one were established randomly, where all arboreal and shrubby individuals were registered and censused. In each area, ecological parameters were calculated, as well as the Shannon and Margalef indices.

Key results: In the three areas, a total of 25 species of vascular plants belonging to 22 genera and 15 families were registered. The best represented family was Fabaceae with nine species, being the genus *Acacia* the one that presented the largest species number (three). The observed values of species richness, the Shannon index, Margalef index and abundance between the Reference and Agroforestry area were similar, and both were significantly higher than the values of the Regenerated area. The Agroforestry area presented lower abundance but greater dominance compared with the other two areas studied, and it was the area that reached the highest percentage of similarity with the Reference area.

Conclusions: The Agroforestry activity contributes in a certain way in the maintenance of the diversity and composition of vascular plants of the Tamaulipan thorn scrub studied; and this activity does not allow to change to a large extent the composition and structure of this type of vegetation.

Key words: composition, Fabaceae, Tamaulipan thorn scrub, Shannon.

Introducción

El incremento de la superficie destinada a la actividad agropecuaria con manejos convencionales ha ocasionado una severa degradación y alteración de los ecosistemas (Vandermeer et al., 1998; FAO, 2007; Asase y Tetteh, 2010), así como un aumento significativo en la explotación de los recursos naturales (Desjardins et al., 2007; Sivakumar, 2007; Rocha-Loredo et al., 2010; Clough et al., 2011). En México, estos efectos se ven reflejados en el deterioro de 45% de su territorio, siendo el cambio de uso de suelo para fines agrícolas y pecuarios una de las fuentes principales de esta degradación (SEMARNAT, 2008). En particular, el matorral xerófilo de la zona norte del país ha mostrado en los últimos años una reducción en su extensión y distribución debido al cambio de uso de suelo (Heiseke y Foroughbakhch, 1990; Foroughbakhch et al., 2001; Alanís Rodríguez et al., 2013). Ante tal situación, es necesario el desarrollo de métodos de producción agrícola y pecuaria alternativos que, luego de la evaluación de su éxito, sean utilizados por ser ecológicamente sustentables, socialmente responsables y económicamente viables.

La actividad agroforestal es una alternativa productiva que mitiga los efectos negativos asociados a la actividad agrícola y pecuaria (Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003; De Beenhouwer et al., 2013). Esta práctica consiste en formas de uso del suelo en donde son utilizadas las especies de árboles y arbustos en asociaciones de cultivo agrícola con animales en el mismo terreno, con el objetivo de diversificar y optimizar su producción para un manejo sostenible (SAGARPA, s/f; Bautista Tolentino et al., 2011). Está documentado que en las áreas donde se desarrolla la actividad agroforestal, las interacciones que ocurren entre sus distintos componentes simulan aquellas observadas en los sistemas naturales (Vandermeer et al., 1998; Dawson et al., 2013). Además, los estudios realizados en sitios agroforestales de zonas templadas, tropicales y áridas, coinciden en que estos sistemas son altamente efectivos en el mantenimiento de la diversidad vegetal (Vandermeer et al., 1998; Torralba et al., 2016).

En la actualidad, tanto los estudios ecológicos realizados en el matorral espinoso tamaulipeco prístino (García y Jurado 2008; González Rodríguez et al., 2010; Mora Donjuán et al., 2013a), como aquellos en sitios alterados por actividades antropogénicas (Alanís Rodríguez, 2006; Jiménez Pérez et al., 2013; Martínez Hernández et al., 2013; Molina Guerra et al., 2013), permiten contar con información básica, útil para conocer la estructura y la composición de este tipo de vegetación, y evaluar el cambio en los parámetros comunitarios de la vegetación establecida en las zonas donde se realizaron la producción agrícola y pecuaria de forma convencional. Sin embargo, a pesar de la existencia de este conocimiento, hasta el momento no existen estudios que evalúen la estructura, ni la diversidad de las comunidades vegetales establecidas luego de la práctica agroforestal en el matorral espinoso tamaulipeco.

El objetivo de esta investigación es comparar la estructura, composición y diversidad de especies de tres áreas bajo condiciones bioclimáticas y físicas similares pero con distinto uso del suelo: 1) comunidad de referencia sin uso previo conocido (Referencia), 2) área sometida a desmontes con maquinaria agrícola y con actividad pecuaria en el pasado, y que en la actualidad tiene 30 años de regeneración por sucesión secundaria (Regenerada) y 3) área con actividad agroforestal pastoril-silvícola en uso activo (Agroforestal). La hipótesis planteada es que la vegetación del área Agroforestal pastoril-silvícola posee parámetros ecológicos estructurales similares al área de Referencia y, por ende, es efectiva en el mantenimiento de la estructura de la comunidad vegetal. Dicha investigación se realizó con la finalidad de generar información cuantitativa del matorral espinoso tamaulipeco que coadyuve a su conservación y mantenimiento; la información generada podrá servir para la elaboración de programas de manejo y gestión de estas comunidades vegetales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La investigación se realizó en el municipio Linares, Nuevo León (noreste de México) (Fig. 1). El clima del



área es extremoso semi-cálido subhúmedo, con valores promedio anuales de temperatura y precipitación de 22.4 °C y 749 mm, respectivamente (INEGI, 1986). Los suelos característicos son vertisoles de origen aluviocoluvial (García y Jurado, 2008). El tipo de vegetación dominante es matorral espinoso tamaulipeco, en el que dominan especies xerófilas (González Rodríguez et al., 2010).

Para cumplir con el objetivo planeado de comparar la estructura, composición y diversidad de especies, se seleccionaron tres condiciones contrastantes desde el punto de vista de uso del suelo.

El área de Referencia sin uso previo conocido se ubicó a 368 m s.n.m., siendo sus coordenadas extremas 24°46'51" de latitud norte; 99°31'16" de longitud oeste (Fig. 1). Es una comunidad vegetal con individuos maduros y muertos en pie del matorral espinoso tamaulipeco. Está ubicado dentro del Matorral-Escuela de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León. Esta área nunca fue desmontada para uso agrícola, pecuario o forestal. Desde hace 28 años fue delimitada por un cerco perimetral y es utilizada como una reserva ecológica y experimental.

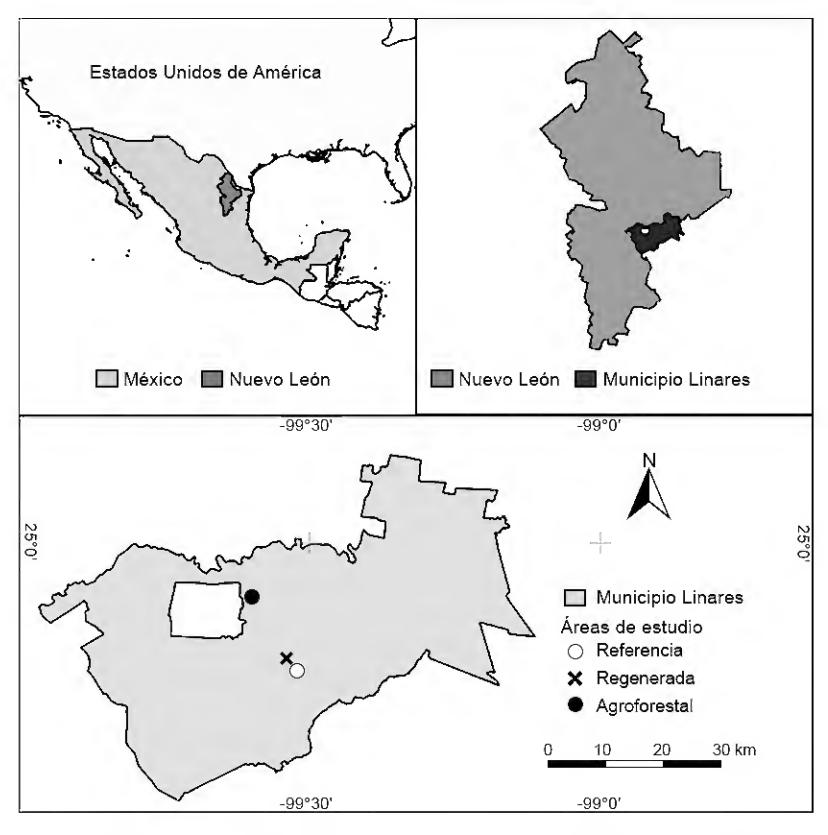


Figura 1: Ubicación de los sitios de estudio de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México. Se señalan con símbolos las áreas con distinta historia de uso (Referencia, Regenerada, Agroforestal).

El área Regenerada se localizó a 380 m s.n.m., en los 24°48'07" de latitud norte; 99°32'27" de longitud oeste (Fig. 1). También está ubicada dentro del Matorral-Escuela de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León. En 1970 esta área fue talada, mediante maquinaria agrícola, para sembrar zacate buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) y ser utilizada para el pastoreo de ganado vacuno (*Bos primigenius taurus* L.). En 1982, 12 años después de la transformación, el área fue abandonada y regenerada pasivamente por procesos naturales de sucesión secundaria.

El área Agroforestal se localizó en el ejido Emiliano Zapata (municipio Linares), a 355 m s.n.m., en los $24^{\circ}54'30''$ de latitud norte; $99^{\circ}35'51''$ de longitud oeste (Fig. 1). En esta área, se desarrolla actividad pastorilsilvícola en uso activo, y entre los años 2010 y 2011 se eliminaron de forma manual los individuos de diámetro a 1.30 m ($d_{1.30}$) inferiores a 5 cm, quedando en pie los árboles de diámetros mayores, con el objetivo de crear espacios abiertos para el desplazamiento del ganado y, a la vez, generar un microambiente que proporcionara sombra y alimento para el mismo.

Análisis de la vegetación

En julio de 2012 se realizó el muestreo para caracterizar la composición y estructura de la vegetación arbórea y arbustiva de las áreas objeto de estudio. En cada área se establecieron aleatoriamente cuatro sitios cuadrangulares de 1600 m² cada uno, separados entre sí por un mínimo de 100 m. En cada sitio de muestreo se realizó un censo de todos los individuos arbóreos y arbustivos ($d_{0.10}$ >5 cm), midiendo los diámetros de copa con orientación norte-sur y este-oeste. Además, se colectó y registró el material botánico fértil, el cual se preparó usando los métodos sugeridos por Lot y Chiang (1986). En el laboratorio se determinaron taxonómicamente las especies usando bibliografía especializada, entre las que destacas la Flora de Texas (Correll y Johnston, 1979) y la Flora de Veracruz (Gómez Pompa, 1978-2014).

Análisis de la información

Parámetros ecológicos

Para cada especie se calcularon los siguientes parámetros estructurales de la vegetación: abundancia relativa (AR_i) de acuerdo al número de individuos, dominancia relativa (DR_i) en función a la cobertura de copa, frecuencia relativa (FR_i) basada en su presencia en los sitios de muestreo, y el índice de valor de importancia (IVI) que integra los anteriores y que adquiere valores porcentuales en una escala de 0 a 100 (Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974; Magurran, 1988).

Para la estimación de la abundancia relativa (AR_i) de la especie i respecto a la abundancia total se empleó la siguiente ecuación:

$$AR_{i} = \left(\sum_{i=1}^{A_{i}} \sum_{i=1}^{N} A_{i}\right) *100$$

$$i = 1 \dots n$$

$$A_{i} = N_{i}/S$$

donde A_i es la abundancia absoluta, N_i es el número de individuos de la especie i, y S la superficie de muestreo en hectáreas (0.16).

La dominancia relativa (DR_i) de la especie i respecto a la dominancia total se evaluó mediante:

$$DR_{i} = \left(\sum_{i=1}^{D_{i}} \sum_{i=1}^{N} D_{i}\right) *100$$

$$i = 1 \dots n$$

$$D_{i} = Ab_{i}/S$$

donde D_i es la dominancia absoluta, S la superficie de muestreo en hectáreas (0.16) y Ab_i el área de copa de la especie i $(A=\pi/4*d^2)$ (Romahn y Ramírez, 2010).

La frecuencia relativa (FR_i) de la especie i respecto a la frecuencia total se obtuvo con la siguiente ecuación:



$$FR_i = \left(\frac{F_i}{\sum} F_i\right) *100$$

$$i=1...n$$

$$F_i = P_i / NS$$

donde F_i es la frecuencia absoluta, P_i es el número de sitios en los que está presente la especie i, y NS es el número total de sitios de muestreo.

El índice de valor de importancia (IVI) se determinó mediante la fórmula:

$$IVI = \frac{AR_i + DR_i + FR_i}{3}$$

Para estimar la diversidad se utilizó el índice de Shannon (H') (1948).

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} p_i * \ln(p_i)$$

$$p_i = n_i/N$$

donde S es el número de especies presentes, p_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos, N es el número total de individuos, y n_i es el número de individuos de la especie i.

Para la riqueza de especies se utilizó el índice de Margalef (D_{Mg}) mediante las siguientes ecuaciones:

$$D_{Mg} = \frac{S - 1}{\ln(N)}$$

donde S es el número de especies presentes, y N es el número total de individuos.

Parámetros ecológicos entre comunidades

Para comparar la riqueza de especies entre cada sitio de estudio, se realizó la estandarización por rarefacción a un mismo número comparable de individuos (Gotelli y Colwell, 2001). Para esto, se utilizó el programa R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017), mediante la interface RStudio versión 1.1 (RStudio Team, 2016) y el paquete iNEXT

versión 2.0.12 (Hsieh et al., 2016), que utiliza el número efectivo de especies para elaborar las curvas de rarefacción: (q=0,1,2) Riqueza, Shannon y Simpson respectivamente (Jost, 2006; Chao et al., 2014). Los intervalos de confianza de las curvas de rarefacción fueron obtenidos por el método de bootstrap basado en 200 replicaciones.

Similitud florística

Para evaluar la diversidad entre hábitats (grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de condiciones ambientales) (Whittaker, 1972), se generó un modelo de ordenación Bray-Curtis, el cual es una representación gráfica de la variación de la composición vegetal. El análisis se basa en un algoritmo que permite analizar la similitud de las muestras calculando el porcentaje de similitud (0-100%) en una medida de distancia. Este análisis es uno de los más apropiados para el análisis multivariado fitosociológico (Beals, 1984). El análisis se desarrolló mediante el programa BioDiversity Pro 2.0 (McAleece et al., 1997).

Finalmente, para evaluar los patrones de distribución de especies en función de la abundancia de estas, se probaron cinco modelos clásicos (Cuadro 1). Estos modelos incluyen el modelo de vara rota (Null o Broken-stick), el modelo geométrico (Niche-preemption), el modelo normal logarítmico (Log-normal) y las distribuciones Pareto (Zipf y Zipf-Mandelbrot). Los ajustes de los datos a dichos modelos se realizaron en R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017), mediante el uso de la librería Vegan 2.4-4 (Oksanen et al., 2016). La selección del mejor modelo se llevó a cabo mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés), con el cual se comparan los modelos seleccionados tomando en cuenta su ajuste y complejidad. Para comprobar la bondad de ajuste de los modelos se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (KS), cuya hipótesis nula (Ho=los datos siguen la distribución especificada) se evaluó con un valor de alfa de 0.05.

Para realizar el análisis de varianza (ANOVA) de un factor (historia de uso) a tres niveles (Referencia, Regenerado y Agroforestal) entre los parámetros ecológicos

Cuadro 1: Modelos de distribución de abundancias de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México. Donde: \hat{a}_r es la abundancia esperada de la especie r, n_i es el número de individuos de la especie i, S es el número total de especies en la comunidad, N es el número total de individuos, S(R) es el número de especies en la R-ésima octava (=clase) a la derecha e izquierda de la curva simétrica, S_0 es el número de especies en octava modal, $a=(2\sigma^2)^{1/2}$ es la amplitud inversa de la distribución, p_1 es la proporción estimada de las especies más abundantes, y α , γ , β y c son los parámetros estimados en cada modelo.

Modelo	Ecuación	Referencia
Broken-stick	$n_i = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^{S} \frac{1}{n_i}$	MacArthur (1960)
Niche-preemption	$\hat{a}_r = N\alpha(1 - \alpha)^{r-1}$	Wilson (1991)
Log-normal	$S(R) = S_{\theta} \exp(-\alpha^2 R^2)$	Preston (1948)
Zipf	${f \hat{a}}_{_{m r}}=N\dot{p}_{_{m 1}}r^{\scriptscriptstyle{m \gamma}}$	Frontier (1987)
Zipf-Mandelbrot	$\hat{a}_r = Nc(r + \beta)^{\gamma}$	Frontier (1987)

de las comunidades evaluadas ($p \le 0.05$), primero se comprobó que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad, para lo cual se realizó la prueba de Shapiro-Wilk (Royston, 1992), mientras que el de homocedasticidad mediante la prueba de Fligner-Killeen (Conover et al., 1981). En todos los casos los resultados indicaron normalidad en la distribución de los residuales y homogeneidad de las varianzas, por lo que se procedió a realizar la prueba de Tukey para identificar los grupos con medias distintas. Asimismo, para explorar si la historia de uso condiciona la composición y la estructura observada en cada una de las tres áreas muestreadas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con los datos de abundancia y dominancia absoluta de cada especie de cada comunidad. Para esto, se utilizó el programa R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017) y los paquetes RStudio versión 1.1 (RStudio Team, 2016) y la librería Vegan versión 2.4-4 (Oksanen et al., 2016).

RESULTADOS

En total se registraron 25 especies de plantas vasculares pertenecientes a 22 géneros y 15 familias. La familia más representada fue Fabaceae con nueve especies y el género

Acacia Mill. el que tuvo un mayor número de especies (3) (Cuadro 2).

Parámetros ecológicos

Las especies con mayor abundancia dentro del área Referencia fueron Diospyros texana Scheele y Havardia pallens (Benth.) Britton & Rose, con más de 400 individuos por hectárea, seguidas de Acacia rigidula Benth. y Cordia boissieri A. DC. con 328 y 186 N ha⁻¹, respectivamente. Diospyros texana fue también la especie que presentó mayor dominancia (1337.36 m²/ha⁻¹), seguida de *Cordia bois*sieri (827.74 m²/ha⁻¹) y *Havardia pallens* (690.16 m²/ha⁻¹). Asimismo, ocho especies mostraron la misma frecuencia relativa (7.55%): Diospyros texana, Eysenhardtia texana Scheele, Havardia pallens, Acacia rigidula, Cordia boissieri, Condalia hookeri M.C. Johnst., Zanthoxylum fagara (L.) Sarg. y Sideroxylon celastrinum (Kunth) T.D. Penn. Acacia rigidula presentó el valor de importancia más alto (IVI=24.50), seguida por Diospyros texana y Havardia pallens (14.90 y 12.66 respectivamente, Cuadro 3).

En el área Regenerada, *Acacia farnesiana* (L.) Willd. presentó una abundancia de 501.56 N ha⁻¹ y una dominancia de 2792.49 m²/ha⁻¹ (Cuadro 3). Esta especie presentó un valor de IVI de 45.12 y, junto con *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst., *Diospyros texana* y *Celtis pallida* Torr., fueron las que mostraron una frecuencia más elevada (12.90%) en las áreas de muestreo.

El área Agroforestal presentó menor número de individuos pero mayor dominancia de las tres áreas estudiadas. Dos especies fueron las más destacadas en todas las variables ecológicas consideradas: *Prosopis laevigata y Havardia pallens*, con una abundancia de 62.50 N ha⁻¹ y 59.38 N ha⁻¹, respectivamente y una dominancia de 2443.32 y 673.71 m²/ha⁻¹, respectivamente. Estos dos parámetros determinaron que ambas especies mostraran los valores de IVI más altos (28.57 y 13.48 respectivamente, Cuadro 3). *Celtis pallida y Cordia boissieri* presentaron valores de frecuencia iguales que las dos especies más importantes (9.30%), y un valor de importancia de 8.16 y 8.89, respectivamente.



Cuadro 2: Lista de las especies registradas en las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México.

Familia	Nombre científico	Nombre común	Forma biológica
Asparagaceae	Yucca filifera Chabaud	pita	Arbórea
Boraginaceae	Cordia boissieri A. DC.	anacahuita	Arbustiva
Boraginaceae	Ehretia anacua (Terán & Berland.) I.M. Johnst.	anacua	Arbórea
Cannabaceae	Celtis pallida Torr.	granjeno	Arbustiva
Ebenaceae	Diospyros texana Scheele	chapote blanco	Arbórea
Euphorbiaceae	Bernardia myricifolia (Scheele) S. Watson	oreja de ratón	Arbustiva
Fabaceae	Acacia farnesiana (L.) Willd.	huizache	Arbustiva
Fabaceae	Acacia rigidula Benth.	gavia	Arbustiva
Fabaceae	Acacia wrightii Benth.	uña de gato	Arbórea
Fabaceae	Ebenopsis ebano (Berland.) Barneby & J.W. Grimes	ébano	Arbórea
Fabaceae	Eysenhardtia texana Scheele	vara dulce	Arbustiva
Fabaceae	Havardia pallens (Benth.) Britton & Rose	tenaza	Arbórea
Fabaceae	Parkinsonia aculeata L.	retama	Arbórea
Fabaceae	Parkinsonia texana (A. Gray) S. Watson	palo verde	Arbustiva
Fabaceae	Prosopis laevigata (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst.	mezquite	Arbórea
Koeberliniaceae	Koeberlinia spinosa Zucc.	corona de Cristo	Arbustiva
Oleaceae	Forestiera angustifolia Torr.	panalero	Arbustiva
Rhamnaceae	Condalia hookeri M.C. Johnst.	brasil	Arbórea
Rubiaceae	Randia obcordata S. Watson	cruceto	Arbustiva
Rutaceae	Helietta parvifolia (A. Gray ex Hemsl.) Benth.	barreta	Arbustiva
Rutaceae	Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.	colima	Arbustiva
Sapotaceae	Sideroxylon celastrinum (Kunth) T.D. Penn.	coma	Arbórea
Scrophulariaceae	Leucophyllum frutescens (Berland.) I.M. Johnst.	cenizo	Arbustiva
Simaroubaceae	Castela texana (Torr. & A. Gray) Rose	chaparro amargoso	Arbustiva
Zygophyllaceae	Porlieria angustifolia (Engelm.) A. Gray	guayacán	Arbórea

Comparación de parámetros estructurales entre las comunidades vegetales

La riqueza observada de especies fue significativamente diferente entre las tres áreas evaluadas (*f*=22.28, p<0.001) (Fig. 2). El área Referencia presentó mayor número de especies arbóreas y arbustivas (promedio ± desviación estándar, 13.25±0.63) que la Agroforestal (10.75±0.48), y ésta presentó mayor riqueza específica que la Regenerada (7.75±0.63) (Fig. 2A). Sin embargo, al comparar las

riquezas esperadas para las tres áreas (gráficas de rarefacción), éstas no mostraron el mismo patrón; la riqueza estimada fue similar entre las de Referencia y Agroforestal, y ambas fueron mayores que la Regenerada (con nivel de confianza de 95%; Fig. 3).

De la misma manera, la historia de uso afectó de manera significativa al índice de Margalef (*f*=53.11, p<0.001; Fig. 2B). Las áreas Referencia y Agroforestal también presentaron valores similares (2.17±0.08 y

Cuadro 3: Abundancia (N ha⁻¹), dominancia (m²/ha⁻¹), frecuencia relativa (%) e Índice de Valor de Importancia (IVI) (valor medio de n=4) de las especies encontradas en las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México.

Especie		Refere	encia		Regenerada				Agroforestal			
	N ha-1	m²/ha-1	F(%)	IVI	N ha-1	m²/ha-1	F(%)	IVI	N ha-1	m²/ha-1	F(%)	IVI
Acacia farnesiana (L.) Willd.	9	38.55	3.77	1.56	501.56	2792.49	12.90	45.12	4.69	107.73	4.65	2.65
Acacia rigidula Benth.	328	471.92	7.55	24.50	6.25	36.80	3.23	1.60	21.88	283.60	6.98	6.24
Acacia wrightii Benth.									10.94	158.10	6.98	4.37
Bernardia myricifolia (Scheele) S. Watson	2	7.55	1.89	0.68								
Castela texana (Torr. & A. Gray) Rose	5	2.36	1.89	0.73	29.69	239.95	9.68	6.20				
Celtis pallida Torr.	28	48.88	3.77	1.95	18.75	117.71	12.90	5.93	34.38	245.06	9.30	8.16
Condalia hookeri M.C. Johnst.	50	286.09	7.55	4.38					31.25	281.71	6.98	7.25
Cordia boissieri A. DC.	186	827.74	7.55	8.70	4.69	18.12	6.45	2.47	32.81	409.31	9.30	8.89
Diospyros texana Scheele	427	1337.36	7.55	14.90	57.81	85.51	12.90	7.24	1.56	9.59	2.33	1.00
Ebenopsis ebano (Berland.) Barneby & J.W. Grimes	31	39.86	1.89	1.35					3.13	99.08	4.65	2.43
Ehretia anacua (Terán & Berland.) I.M. Johnst.									9.38	91.30	9.30	4.62
Eysenhardtia texana Scheele	48	125.54	7.55	8.35					1.56	17.68	2.33	1.04
Forestiera angustifolia Torr.	8	28.19	3.77	1.50								
Havardia pallens (Benth.) Britton & Rose	419	690.16	7.55	12.66					59.38	673.71	9.30	13.48
Helietta parvifolia (A. Gray ex Hemsl.) Benth.	30	83.97	5.66	2.72					1.56	1.94	2.33	0.95
Koeberlinia spinosa Zucc.					10.94	34.53	3.23	1.77				
Leucophyllum frutescens (Berland.) I.M. Johnst.	2	3.30	1.89	0.67								
Parkinsonia aculeata L.					20.31	163.30	3.23	3.10				
Parkinsonia texana (A. Gray) S. Watson	31	159.95	5.66	2.99	32.81	218.75	6.45	5.09	4.69	75.70	2.33	1.70
Porlieria angustifolia (Engelm.) A. Gray	3	2.27	1.89	0.70					4.69	22.35	4.65	2.18
Prosopis laevigata (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst.	20	21.59	1.89	1.08	93.75	565.66	12.90	12.26	62.50	2443.32	9.30	28.57
Randia obcordata S. Watson	3	2.49	1.89	0.70								
Sideroxylon celastrinum (Kunth) T.D. Penn.	77	185.54	7.55	4.56	28.13	74.44	6.45	3.83	20.31	124.99	4.65	4.43
Yucca filifera Chabaud	5	9.49	3.77	1.38								
Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.	52	139.56	7.55	3.94	32.81	115.86	9.68	5.40	3.13	26.40	4.65	2.03



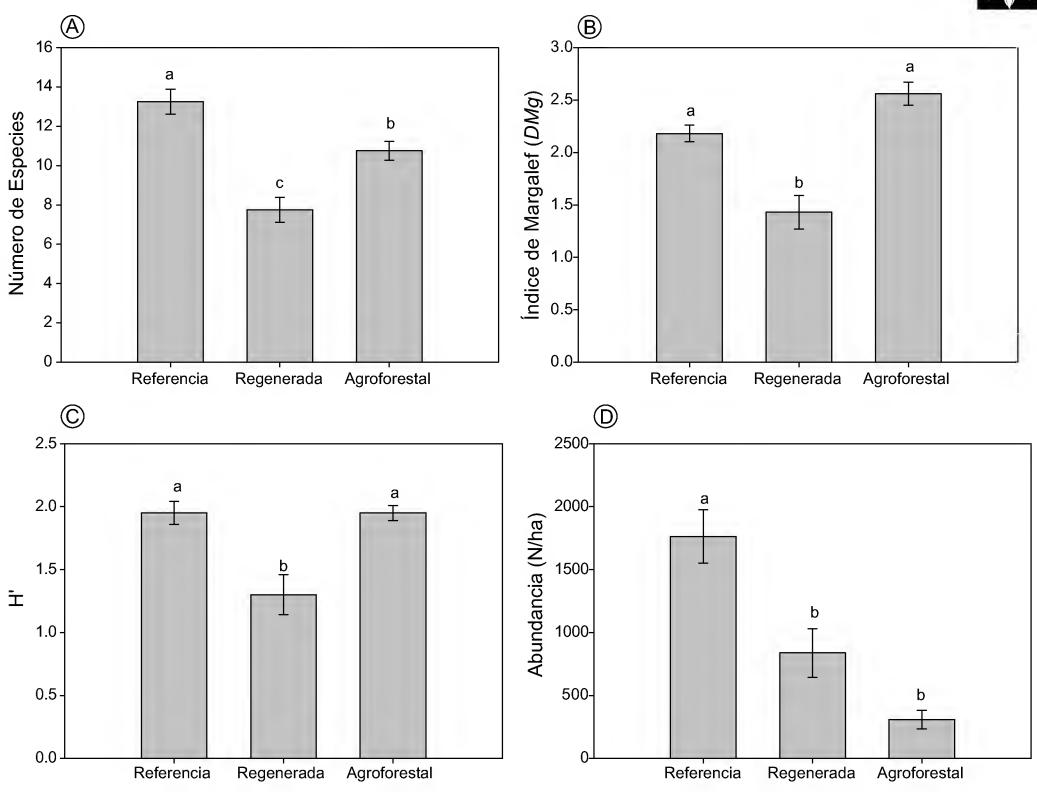


Figura 2: Parámetros ecológicos de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México. Se presentan valores medios y error estándar: A. riqueza de especies; B. índice de Margalef; C. índice de Shannon; D. abundancia para cada historia de uso de suelo. Las letras A, B y C indican diferencias significativas (<0.050).

2.56±0.11 respectivamente) significativamente mayores que la Regenerada (1.14±0.11).

El índice de Shannon (H') mostró un efecto de la historia de uso muy parecido al observado con el índice de Margalef $D_{\rm Mg}$ (Fig. 2C). El área Referencia (H'=1.94±0.08) y Agroforestal (H'=1.95±0.07) mostraron valores iguales entre sí pero significativamente mayores que la Regenerada (1.30±0.15; f=11.78, p=0.003).

De forma similar, la abundancia fue diferente entre las áreas (*f*=18.55, p=0.001; Fig. 2D). El área Referencia presentó una abundancia de 1762±213 N ha⁻¹, con un va-

lor 52.5% y 82.5% significativamente superior al observado en las Regenerada y Agroforestal, respectivamente. Estas dos historias de uso (Regenerada y Agroforestal) no mostraron diferencias significativas entre sí en la densidad de individuos arbóreos y arbustivos.

Finalmente, no se observaron diferencias en la cobertura total entre los tres niveles de historia de uso (*f*=0.805, p=0.477). Los valores de cobertura oscilaron entre 9521±2258 en el área Referencia y 6970±1498 m²/ ha¹ en la Regenerada, con una alta variabilidad dentro de cada una de las comunidades.

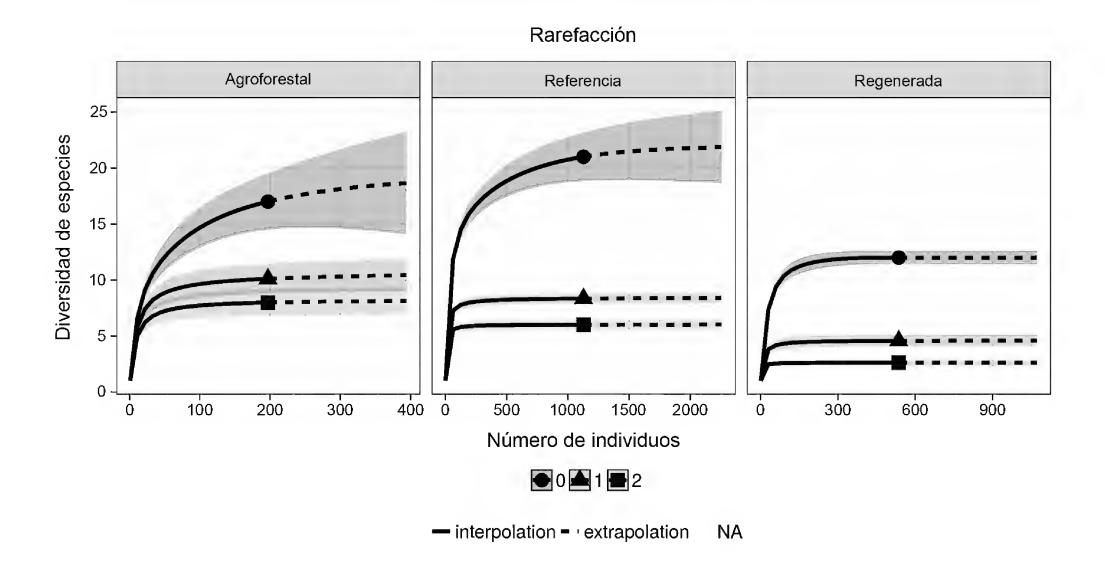


Figura 3: Riqueza y diversidad de especies estimada a través de los números de especies efectivas o Hill numbers (0=Riqueza; 1=Shannon; 2=Simpson) de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México. Se muestran las curvas de rarefacción basadas en el número de individuos. Los valores de referencia están representados con líneas sólidas; las riquezas extrapoladas se representan con la línea punteada. La región gris alrededor de las curvas señala el intervalo de confianza a 95%.

La curva de rarefacción mostró que el área Agroforestal (17=198) tendría una riqueza máxima teórica de 17 individuos, la Regenerada (12=501) una riqueza máxima teórica de 12 individuos y la de Referencia (21=1129) de 21. Sin embargo, esta diferencia en la riqueza entre áreas solo es significativa con el área regenerada, esto es, el área regenerada tiene menor riqueza de especies que las otras dos áreas (Fig. 3).

Similitud florística

Las áreas estudiadas presentaron una baja similitud florística determinada mediante los valores de diversidad beta. En todas las comparaciones hubo una similitud inferior a 21%. El área Agroforestal fue la que alcanzó el mayor porcentaje de similitud con la de Referencia (20.98%), mientras que la Regenerada y la de Referencia obtuvieron la menor similitud florística (13.82%). El área Regene-

rada es la que presentó menor similitud con las otras dos comunidades (Fig. 4).

Curva de rango/abundancia de las especies

En la figura 5 se muestran las curvas de rango/abundancia para las tres áreas. Tanto la de Referencia como la Regenerada presentaron los mejores ajustes a los modelos Zipf y Zipf-Mandelbrot, mientras que el área Agroforestal lo tuvo al modelo Niche-preemption (Cuadro 4).

Especies comunes a las tres áreas evaluadas fueron Acacia rigidula, Acacia farnesiana, Celtis pallida, Cordia boissieri, Diospyros texana, Prosopis laevigata y Zanthoxylum fagara. Por el contrario, el área Referencia fue la única en la que se observaron individuos de Bernardia myricifolia (Scheele) S. Watson, Leucophyllum frutescens (Berland.) I.M. Johnst., Randia obcordata S. Watson y Yucca filifera Chabaud. Especies sólo presentes en





Figura 4: Representación gráfica de la similitud Bray-Curtis de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México.

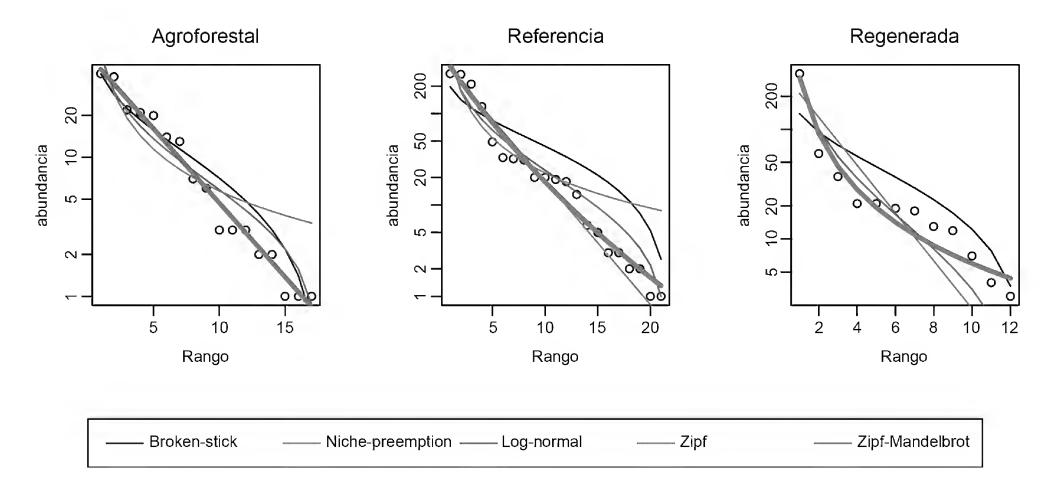


Figura 5: Curvas observadas de rango/abundancia de las especies de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México. Las especies se agrupan de la más común a la más rara.

el área Agroforestal fueron Acacia wrightii Benth., Sideroxylon celastrinum (Kunth) T.D. Penn. y Ehretia anacua (Terán & Berland.) I.M. Johnst., mientras que en la Regenerada se encontraron únicamente Koeberlinia spinosa

Zucc., *Parkinsonia aculeata* L. y *Parkinsonia texana* (A. Gray) S. Watson var. *macra* (I.M. Johnst.) Isely.

El análisis de componentes principales de los datos de abundancia de las especies presentes en los sitios de



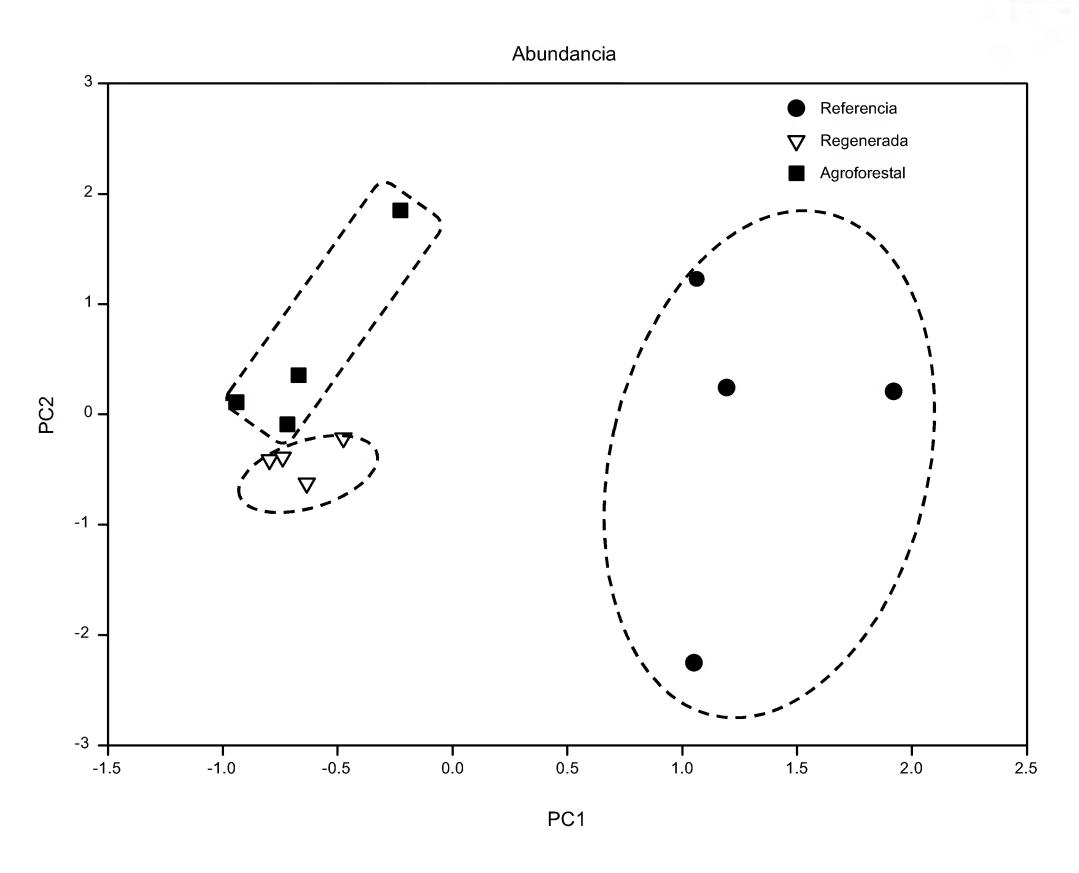


Figura 6: Representación de las diferentes parcelas de muestreo en los dos primeros componentes del PCA de la abundancia de especies de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México.

Cuadro 5: Varianza total explicada de los componentes del PCA para la matriz de datos de abundancia de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
%Varianza explicada	61.623	26.352	5.988	2.344	1.500
Varianza acumulada		87.975	93.963	96.308	97.808

Cuadro 6: Varianza total explicada de los componentes del PCA para la matriz de datos de dominancia de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
%Varianza explicada	62.748	25.552	4.782	3.311	1.112
Varianza acumulada		88.301	93.083	96.395	97.507

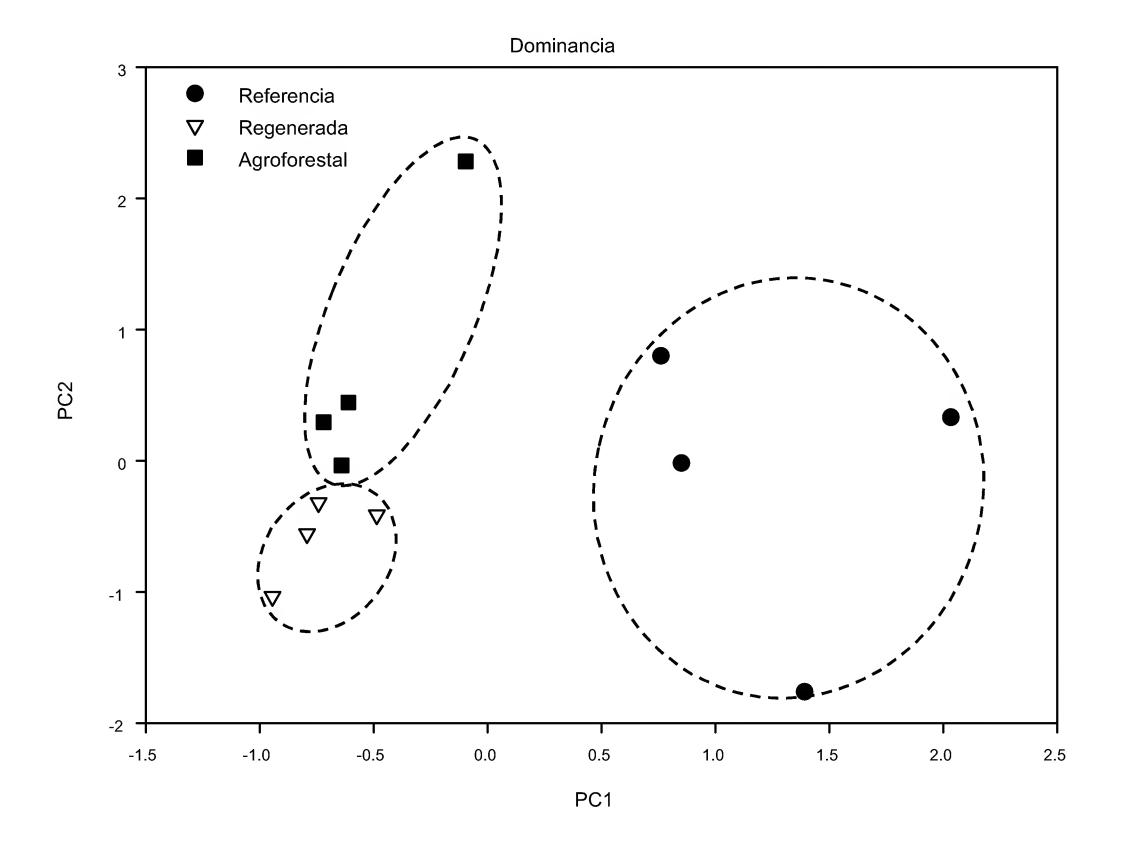


Figura 7: Representación de las diferentes parcelas de muestreo en los dos primeros componentes del PCA de la dominancia de especies de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México.

Discusión

Parámetros ecológicos

El presente trabajo ha puesto de relevancia el importante papel de la familia Fabaceae dentro de los matorrales xerófilos, particularmente en el matorral espinoso tamaulipeco. La alta presencia de esta familia, y más concretamente del género Acacia, puede representar una importante entrada de nitrógeno al ecosistema debido a su capacidad para fijar el N_2 atmosférico (Herrera Arreola et al., 2007; Pirhofer Walzl et al., 2012). La suma de los

IVI de las especies de esta familia fue más elevada en el área Regenerada (67.17), pero tienen una presencia en el área Agroforestal de 53.49%, ya que estas especies son palatables para el ganado (Ishaque et al., 2008; Villa-Herrera et al., 2009). Las áreas que han sido despojadas de su cobertura vegetal natural y posteriormente sometidas a uso agrícola y pecuario, al ser abandonadas suelen presentar una baja disponibilidad de nitrógeno respecto a comunidades no perturbadas y sometidas a sucesión secundaria (McGrath et al., 2001). En particular, las áreas en donde se estableció *Cenchrus ciliaris* (zacate buffel),

Cuadro 4: Ajuste de los modelos a la distribución de la abundancia de especies de las áreas Referencia, Regenerada y Agroforestal de un área agroforestal en una porción del matorral xerófilo en el municipio Linares, Nuevo León, México. Donde AIC=Criterio de Información de Akaike, dAIC=Delta, BIC=Criterio de Información Bayesiano, KS=Bondad de ajuste Kolmorov Smirnov y valores de *p*.

Área	Testing	Broken-stick	Niche-preemption	Log-normal	Zipf	Zipf-Mandelbrot
Agroforestal	AIC	76.668	68.856	82.735	101.730	72.810
	dAIC	7.812	0.000	13.879	32.874	3.954
	BIC	76.668	69.690	84.401	103.397	75.310
	KS	0.294	0.118	0.235	0.471	0.118
	p	0.454	> 0.99	0.734	0.046	> 0.99
Regenerada	AIC	338.306	233.506	123.647	90.623	92.623
	dAIC	247.683	142.883	33.024	0.000	2.000
	BIC	338,306	233.991	124.617	91.593	94.078
	KS	0.417	0.250	0.250	0.250	0.250
	p	0.256	0.869	0.869	0.869	0.869
Referencia	AIC	523.421	180.777	282.182	393.287	175.939
	dAIC	347.482	4.838	106.243	217.348	0.000
	BIC	523.421	181.822	284.271	395.376	179.073
	KS	0.333	0.143	0.190	0.381	0.143
	p	0.194	0.983	0.841	0.095	0.983

Referencia, Regenerado y Agroforestal, explicó 93.9% de la varianza en los tres primeros ejes. El 87.9% de la varianza fue explicada por los dos primeros ejes (Cuadro 5). Los sitios del área Agroforestal presentaron valores negativos para el primer y segundo eje, asociado a la abundancia de Ehretia anacua, Acacia wrightii y Prosopis laevigata (Fig. 6). Los sitios del área de Referencia presentaron valores positivos para el primer eje, relacionados a las abundancias de Diospyros texana, Acacia rigidula y Havardia pallens principalmente, y positivos y negativos para el segundo, con una dispersión observada a lo largo del mismo. Asimismo, los sitios del área Regenerada tuvieron valores negativos para el primer eje, valores vinculados principalmente a las abundancias de Koeberlinia spinosa, Castela texana y Parkinsonia aculeata, así como positivos y negativos para el segundo (Fig. 6).

El análisis de componentes principales para la variable de dominancia, representada por el área basal,

explicó 93.08% de la varianza en los tres primeros ejes; los dos primeros explicaron 88.3% de la varianza (Cuadro 6). Los sitios del área Agroforestal se agruparon con valores negativos en el primer eje, y positivos en el segundo, relacionado con altos valores de Ehretia anacua, Acacia wrightii y Prosopis laevigata, así como Porlieria angustifolia (Engelm.) A. Gray y Celtis pallida (Fig. 7). Los sitios del área de Referencia presentaron valores negativos en el primer y segundo eje, y esta agrupación se relacionó con los altos valores de las áreas basales de Diospyros texana, Acacia rigidula, Zanthoxylum fagara, Havardia pallens y Cordia boissieri entre otras especies. Finalmente los sitios del área Regenerada se relacionaron con valores positivos en el primer eje, y positivos y negativos para el segundo, y su ordenación se asoció con valores altos en las áreas basales de Acacia farmesiana, Castela texana, Parkinsonia aculeata y Koeberlinia spinosa.



como es el caso del área Regenerada, esta condición es más notoria; Morales Romero et al. (2015) y Celaya Michel et al. (2015) reportan que los sistemas donde alguna vez se estableció *Cenchrus ciliaris* muestran una fuerte disminución de nitrógeno, por lo que las especies capaces de fijar nitrógeno atmosférico tienen cierta ventaja sobre otras, especialmente en las primeras fases de la sucesión secundaria (Estrada Castillón et al., 2004; García y Jurado, 2008).

Estos resultados concuerdan con los reportados por diversos autores (Jiménez Pérez et al., 2009; Martínez Hernández et al., 2013; Mora Donjuán et al., 2013a) quienes obtuvieron números similares de familias, géneros y especies, además de encontrar a la familia Fabaceae como la más representativa de distintas áreas regeneradas del matorral espinoso tamaulipeco. Estrada Castillón et al. (2004), en un estudio de las leguminosas del centro de Nuevo León, exponen la gran diversidad de este grupo. Estos autores destacan que las diversas formas en que el ser humano se ha relacionado con la vegetación en general, y con este grupo en particular, así como la irregularidad del relieve, y diversas condiciones ambientales y micro-ambientales, explican en buena medida la gran diversidad e importancia de la familia Fabaceae en la región, y en el matorral espinoso tamaulipeco. En el mismo sentido, diversos estudios sugieren que la importancia de esta familia en el matorral espinoso tamaulipeco es atribuible a la amplia gama de respuestas que existen en las fabáceas para soportar y escapar de factores limitantes, como lo son respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico (González Rodríguez y Cantú Silva, 2001; López Hernández et al., 2010; González Rodríguez et al., 2011a, b); facilidad de rebrote (Foroughbakhch et al., 2014), existencia de diversos síndromes de dispersión (Jurado et al., 2001), y la presencia de distintos requerimientos para la germinación (Flores y Jurado 1998; Jurado et al., 2006).

Comparación de parámetros estructurales entre las comunidades vegetales

El índice de Shannon indica que el área Agroforestal presenta una diversidad de especies vegetales similar al área

Referencia, comunidad natural del matorral espinoso tamaulipeco. Aunque los valores del índice de Shannon del área Referencia son ligeramente menores con respecto a lo que señalan Jiménez Pérez et al. (2009), Espinoza Bretado y Návar (2005), Martínez Hernández et al. (2013) y Molina Guerra et al. (2013), quienes obtuvieron valores mayores a 2 del índice de Shannon, en general esta información concuerda con diversas investigaciones que evalúan dinámicas sucesionales en matorrales, indicando que las comunidades maduras tienen mayor diversidad de especies (Ugalde et al., 2008; Abella, 2010). En lo que respecta al área Agroforestal, su diversidad puede estar relacionada con acciones de manejo a través de la introducción de especies nativas de interés económico, así como con la presencia de niveles intermedios de perturbación. García y Jurado (2008) sugieren que la diversidad de la vegetación secundaria del matorral espinoso tamaulipeco se encuentra relacionada con los períodos de uso y aprovechamiento de las comunidades, ya que existe mayor diversidad en aquellos sitios que han sido utilizados por períodos cortos, que en aquellos que han sido explotados por muchos años. Connell (1978) propone que la riqueza de especies y la diversidad tendrán un valor máximo en presencia de perturbaciones de intensidad y frecuencia intermedias, ya que esto permite que en un mismo sistema ecológico puedan coexistir individuos en las fases iniciales de la sucesión, junto con los de fases intermedias y finales. Asimismo, propone que estos valores máximos de los índices de Margalef y Shannon pueden encontrarse en comunidades sucesionales de edad intermedia, o en las fases finales de la sucesión. Roxburgh et al. (2004) explican que en presencia de perturbaciones de intensidad y frecuencia intermedias, los mecanismos de coexistencia, tales como dispersión, recolonización y competencia, se ven activados.

El área Regenerada, por otro lado, fue la que mostró el menor valor del índice de Shannon de las tres áreas evaluadas. Este resultado puede estar relacionado con la historia de uso de suelo del área Regenerada, en donde se estableció *Cenchrus ciliaris*; ya que estudios han reportado una disminución en la riqueza de

especies al aumentar la cobertura de dicha especie y la edad del pastizal (Saucedo Monarque et al., 1997). Asimismo, las prácticas de desmonte con maquinaria agrícola para la introducción del pasto exótico buffel propician una intensidad alta en el ecosistema, ya que en estas comunidades se retiran incluso tocones, lo que reduce la posibilidad de rebrote, y con esto, parte de la capacidad de recuperación del sistema, lo que se refleja en parte en el número de especies que participan en la regeneración.

Estas comunidades al ser despojadas de su cobertura vegetal natural y posteriormente ocupadas por *Cenchrus ciliaris*; al ser abandonadas presentan baja disponibilidad de nitrógeno (McGrath et al., 2001; Sands et al., 2009; Lyons et al., 2013). Asimismo presentan una disminución en los reservorios de agua, lo que impone fuertes restricciones a la regeneración, y la dominancia de especies que puedan establecerse en presencia de estos factores limitantes. Esto puede explicar también, en buena medida, la menor similitud entre la composición de especies del área Regenerada en relación con las áreas Agroforestal y Referencia.

La riqueza de especies estimada por rarefacción mostró que las áreas presentan una alta proporción de especies con abundancias relativas bajas, siendo las áreas Referencia y Agroforestal las que presentaron mayor riqueza estimada en comparación con la Regenerada. El área Agroforestal mostró un comportamiento un poco diferente ya que no logró presentar la asintonía completa, debido a que existe una mayor proporción de especies que tienen una baja abundancia relativa en la comunidad, y teóricamente se requiere mayor esfuerzo de muestreo. Sin embargo, mediante la extrapolación se puede observar que no existen diferencias estadísticas entre las áreas Referencia y Agroforestal. Alanís Rodríguez et al. (2013) registraron un comportamiento similar en comunidades de matorral espinoso tamaulipeco bajo condiciones de abandono agrícola y pecuario en Nuevo León. El comportamiento de las áreas a través de la curva de rarefacción se refuerza mediante el análisis de distribución de abundancias que se discute más adelante.

El área con mayor número de individuos fue la de Referencia, debido a que ésta se ha mantenido sin ningún tipo de impacto antrópico al menos en las últimas tres décadas, a diferencia de las otras dos áreas, en especial la Agroforestal, en la cual se removieron individuos del matorral para facilitar la circulación del ganado. Diversos autores (Jiménez Pérez et al., 2009, 2013; Martínez Hernández et al., 2013) han obtenido un amplio rango de densidades (2000 a 17000 N ha-1) en comunidades de matorral espinoso tamaulipeco perturbadas, ya que se encuentran en una recuperación más dinámica. En el presente estudio, al no presentar el área Referencia ningún impacto, la dinámica de la vegetación es más lenta ya que los individuos existentes ocupan el espacio y la incorporación de plántulas está condicionada a perturbaciones o muerte de individuos. En cambio, en las otras dos áreas con disturbio, ya sea en el pasado (Regenerada), o con intervención antrópica en la actualidad (Agroforestal), influyen en la presencia de espacios abiertos y la menor densidad de individuos.

La igualdad estadística de la dominancia de las tres áreas evaluadas se debe a que esta variable de la vegetación arbórea y arbustiva del matorral espinoso tamaulipeco es altamente resiliente (Alanís Rodríguez et al., 2013; Jiménez Pérez et al., 2013). En el área Regenerada los árboles y arbustos no tuvieron competencia por el espacio; por lo tanto, se desarrollaron tanto vertical como horizontalmente, con copas anchas y ramificadas. Este comportamiento también lo observaron Pequeño Ledezma et al. (2012) en un área regenerada del matorral espinoso tamaulipeco con historial de uso agrícola. El área Agroforestal alberga árboles y arbustos bien conformados debido a los aclareos a los que es sometida, condición similar a lo reportado por Sarmiento Muñoz et al. (2015) en una comunidad de matorral submontano con actividad agroforestal. El área Referencia, al no estar alterada, presenta una alta abundancia de árboles y arbustos que ocupan el espacio, como lo mencionan Mora Donjuán et al. (2013a).

Las especies con mayor índice de valor de importancia dentro del área Referencia son *Acacia rigidula*, *Diospyros texana* y *Havardia pallens*; mientras que *Aca-*



cia farnesiana Diospyros texana y Prosopis laevigata son las especies más dominantes en cada una de las áreas estudiadas (Regenerada, Referencia y Agroforestal, respectivamente). Estos resultados concuerdan con los de Espinoza Bretado y Návar (2005), Alanís Rodríguez et al. (2008), García y Jurado (2008) y González Rodríguez et al. (2010), quienes en sus estudios desarrollados en el matorral espinoso tamaulipeco reportan dichas especies con un alto valor en alguno de los parámetros básicos estructurales, lo que puede deberse a que su establecimiento está estrechamente relacionado con las condiciones antrópicas (uso), ambientales (relieve, diferencias en tipos de suelo y precipitación) y biológicas (síndromes de dispersión, requerimientos de germinación y establecimiento) propias del matorral espinoso tamaulipeco y de sus grupos taxonómicos característicos (Estrada Castillón et al., 2004).

Acacia farnesiana y Prosopis laevigata se presentaron con mayor índice de valor de importancia en el área Regenerada. Estas especies son típicas en áreas del matorral espinoso tamaulipeco que han presentado una intensa perturbación pecuaria (Pequeño Ledezma et al., 2012; Mora Donjuán et al., 2013b) debido a su capacidad de fijar N, atmosférico (Herrera Arreola et al., 2007; Pirhofer Walzl et al., 2012), así como a su rápido crecimiento (Estrada Castillón et al., 2004) y capacidad de rebrote (Foroughbakhch et al., 2011). Las especies con algún tipo de dormancia son comunes en ambientes con condiciones estresantes (Jurado y Flores, 2005). Las semillas con dormancia física se caracterizan por la presencia de una testa dura (baja germinabilidad) que impide la germinación en condiciones ambientales favorables pero efimeras. Acacia rigidula, Diospyros texana, Cordia boissieri y Havardia pallens, especies con mayor abundancia en el área Referencia, poseen semillas de alta germinabilidad (no requieren escarificación), a diferencia de Acacia farnesiana y Prosopis laevigata que son más abundantes en el área Regenerada cuyas semillas la requieren. Estas diferencias sugieren que las especies presentes en el área Regenerada pueden provenir de bancos de semillas que permitieron la germinación y el posterior establecimiento de sus plántulas cuando las condiciones desfavorables

disminuyeron (alta abundancia de *Cenchrus ciliaris*, baja disponibilidad de nitrógeno y condiciones de sequía edáfica inducida por este taxon). *Prosopis laevigata* y *Havardia pallens* son las especies con mayor presencia en el área Agroforestal debido a que estas especies son muy apreciadas por los productores de ganado doméstico por su elevado valor nutricional, por lo que son favorecidas en el manejo de esta comunidad. Sus frutos se emplean como forraje en las épocas que escasea el alimento y su madera es utilizada para la construcción (Alanís Flores et al., 1996; Estrada Castillón et al., 2005).

Similitud florística

Referente a la similitud de la composición de especies entre las comunidades, tanto los análisis de componentes principales sobre abundancia y dominancia como el modelo de ordenación Bray-Curtis mostraron que las dos áreas que presentaron mayor similitud florística fueron las de Referencia y Agroforestal, lo cual puede deberse a que la Agroforestal no estuvo sujeta a un desmonte total y buena parte de los componentes biofísicos mencionados con anterioridad permanecieron en el terreno. Si bien la estructura de ambas áreas es diferente considerando la abundancia tal como lo sugiere el PCA (posiblemente debido a los aclareos de mantenimiento para el aprovechamiento), presentan ciertas similitudes que son observadas por la posición de los dos grupos (Referencia y Agroforestal) respecto al eje 1 del PCA para la variable de dominancia representada por el área basal, observación que también es apoyada con el análisis de ordenación de Bray-Curtis. El área Regenerada fue la que presentó la menor similitud florística, probablemente por la perturbación que presentó la vegetación durante el periodo de pastoreo. Los resultados muestran que el cambio del uso de la tierra para producción pecuaria tiene un importante impacto sobre la estructura de la vegetación de comunidades de matorral espinoso tamaulipeco.

Curva de rango/abundancia de las especies

Los análisis de distribución de las abundancias de las áreas Regenerada y Referencia mostraron que los mode-

los Zipf y Zipf-Mandelbrot se ajustan mejor a los datos de abundancia de estas comunidades. Dichos modelos muestran que en las comunidades de plantas la presencia de algunas especies puede ser dependiente de las condiciones físicas previas y de la presencia de especies anteriores. Los requerimientos de las especies pioneras son bajos, necesitando de pocas condiciones previas para su establecimiento, por lo que para las especies de sucesión tardía son altos, en cuanto al tiempo, energía y organización del ecosistema, haciéndolas de esta manera raras (Frontier, 1987; Chai et al., 2016); dichos modelos reflejan el proceso de sucesión de las áreas evaluadas. Acacia farnesiana y Acacia rigidula son especies pioneras que, como indican algunos autores, son las primeras en presentarse después de un aprovechamiento (Alanís Rodríguez et al., 2013; Jiménez Pérez et al., 2013). Igual es importante mencionar que Diospyros texana se presenta en ambas áreas como una especie pionera. Estudios revelan que la diversidad vegetal secundaria se encuentra relacionada con períodos de aprovechamiento de las comunidades vegetales (García y Jurado, 2008).

De acuerdo con el área Agroforestal, el modelo que mejor se ajustó fue el Niche-preemption o hipótesis de nicho preferencial, en el cual unas cuantas especies son dominantes y las restantes raras, siendo la relación de abundancia de cada especie constante con respecto a la abundancia de su predecesora; representando una situación de preferencia por el nicho (Wilson, 1991). Este tipo de distribución podría ser el resultado del manejo de especies, favoreciendo la dominancia de aquellas que el manejador consideró convenientes para uso agroforestal de la zona, en este caso *Prosopis laevigata* y *Havardia pallens* por sus distintos usos (Estrada Castillón et al., 2004).

En esta investigación se determinó que el área Regenerada naturalmente durante tres décadas es la comunidad vegetal que presentó los menores valores de riqueza y diversidad. A pesar del reciente manejo del área Agroforestal no se encontraron diferencias significativas en la disminución de su riqueza y diversidad, aunque sí mostró una distribución de abundancias de las especies distinta a las áreas Regenerada y Referencia, lo anterior debido al ma-

nejo selectivo que se le ha dado a ciertas especies leñosas. Se recomienda desarrollar investigaciones que evalúen comunidades regeneradas del matorral espinoso tamaulipeco que presentan mayor tiempo de recuperación, para evaluar cómo se integran las especies en el trascurso del tiempo. Algunos autores han evaluado la regeneración de otras comunidades vegetales a largo plazo y mencionan que no necesariamente existe una pérdida de especies y degradación del hábitat (Bisigato et al., 2008; Rahlao et al., 2008; Rutherford y Powrie, 2009; Tscharntke et al., 2011; Munson y Lauenroth, 2012; Wiesmeier et al., 2012). Sin embargo, es necesario un largo periodo de regeneración para que tanto la estructura como la composición de las comunidades se restablezcan. Por ello, se debe optar por métodos de producción que contemplen de manera conjunta y simultánea los aspectos sociales, económicos y ecológicos del territorio.

CONCLUSIONES

De acuerdo con la hipótesis planteada, se concluye que la actividad agroforestal es efectiva en el mantenimiento de algunas variables de la estructura de la comunidad vegetal sin cambiar en gran medida su composición y estructura, ya que presenta similitud en la riqueza y diversidad de especies, y cobertura de copa con el área Referencia, pero difiere en la abundancia y distribución de las curvas de rango/abundancia.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

EAR y AVD plantearon el estudio, EAR y PACV realizaron trabajo de campo, AVD, ACCH, ERC elaboraron los análisis, ERC y AMO identificaron las especies. Todos los autores participaron en la generación y revisión general del manuscrito.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue apoyado parcialmente por el proyecto PROMEP/103.5/12/3585.

AGRADECIMIENTOS

A Tania I. Sarmiento Muñoz y al Sr. Guadalupe Pérez Malacara por el apoyo en las actividades de campo.



LITERATURA CITADA

- Abella, S. R. 2010. Disturbance and plant succession in the Mojave and Sonoran Deserts of the American Southwest. International Journal of Environmental Research and Public Health 7(4): 1248-1284. DOI: https://doi.org/10.3390/ijerph7041248
- Alanís Flores, G., G. Cano y M. Rovalo. 1996. Vegetación y flora de Nuevo León: una Guía Botánico-Ecológica. CEMEX. Monterrey, México. 251 pp.
- Alanís Rodríguez, E. 2006. Diversidad de especies arbóreas y arbustivas en áreas con distinto historial de uso antropogénico en el matorral espinoso tamaulipeco. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, Nuevo León, México. 97 pp.
- Alanís Rodríguez, E., J. Jiménez Pérez, O. A. Aguirre Calderón, E. J. Treviño Garza, E. Jurado Ybarra y M. A. González Tagle. 2008. Efecto del uso del suelo en la fitodiversidad del matorral espinoso tamaulipeco. Ciencia UANL 11(1): 56-62.
- Alanís Rodríguez, E., J. Jiménez Pérez, M. A. González Tagle, I. Yerena Yamallel, L. G. Cuellar Rodríguez y A. Mora Olivo. 2013. Análisis de la vegetación secundaria del matorral espinoso tamaulipeco, México. Phyton International Journal of Experimental Botany 82(2): 185-191.
- Asase, A. y D. Tetteh. 2010. The role of complex agroforestry systems in the conservation of forest tree diversity and structure in southeastern Ghana. Agroforestry Systems 79(3): 355-368. DOI: https://doi.org/10.1007/s10457-010-9311-1
- Bautista Tolentino, M., S. López Ortíz, P. Pérez Hernández, M. Vargas Mendoza, F. Gallardo López y F. C. Gómez Merino. 2011. Sistemas agro y silvopastoriles en la comunidad el Limón, Municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México. Tropical and Subtropical Agroecosystems 14(1): 63-76.
- Beals, E. W. 1984. Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. Advances in Ecological Research 14: 1-55. DOI: https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60168-3
- Bisigato, A. J., P. E. Villagra, J. O. Ares y B. E. Rossi. 2008. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems:

- A multi-scale approach linking patterns and processes. Journal of Arid Environments 73(2): 182-191. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.001
- Celaya Michel, H., F. García Oliva, J. C. Rodríguez y A. E. Castellanos Villegas. 2015. Cambios en el almacenamiento de nitrógeno y agua en el suelo de un matorral desértico transformado a sabana de buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link). Terra Latinoamericana 33(1): 79-93.
- Chai, Z., D. Fan y D. Wang. 2016. Environmental factors and underlying mechanisms of tree community assemblages of pine-oak mixed forests in the Qinling Mountains, China. Journal of Plant Biology 59(4): 357-367. DOI: https://doi.org/10.1007/s12374-015-0503-0
- Chao, A., N. J. Gotelli, T. C. Hsieh, E. L. Sander, K. M. Ma, R. K. Colwell y A. M. Ellison. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological Monographs 84(1): 45-67. DOI: https://doi.org/10.1890/13-0133.1
- Clough, Y., J. Barkmann, J. Juhrbandt, M. Kessler, T. Wanger, A. Anshary, D. Buchori, D. Cicuzza, K. Darras, D. Putra, S. Erasmi, R. Pitopang, C. Schmidt, C. Schulze, D. Seidel, I. Steffan-Dewenter, K. Stenchly, S. Vidal, M. Weist, A. Wielgoss y T. Tscharntke. 2011. Combining high biodiversity with high yields in tropical agroforests. Proceedings of the National Academy of Sciences 108(20): 8311-8316. DOI: https://doi.org/10.1073/pnas.1016799108
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199(4335): 1302-1310. DOI: https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302
- Conover, W. J., M. E. Johnson y M. M. Johnson. 1981. A comparative study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental shelf bidding data. Technometrics 23(4): 351-361. DOI: https://doi.org/10.1080/00401706.1981.10487680
- Correll, D. S. y M. C. Johnston. 1979. Manual of the vascular plants of Texas. 2nd ed. University of Texas. Dallas, USA. 603 pp.
- Dawson, I. K., M. R. Guariguata, J. Loo, J. C. Weber, A. Lengkeek, D. Bush, J. Cornelius, L. Guarino, R. Kindt,C. Orwa, J. Russell y R. Jamnadass. 2013. What is the

- relevance of smallholders agroforestry systems for conserving tropical tree species and genetic diversity in circa situm, in situ and ex situ settings? A review. Biodiversity and Conservation 22(2): 301-324. DOI: https://doi.org/10.1007/s10531-012-0429-5
- De Beenhouwer, M., R. Aerts y O. Honnay. 2013. A global meta-analysis of the biodiversity and ecosystem service benefits of coffee and cacao agroforestry. Agriculture, Ecosystems and Environment 175: 1-7. DOI: https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.05.003
- Desjardins, R. L., M. V. K. Sivakumar y C. de Kimpe. 2007. The contribution of agriculture to the state of the climate: workshop summary and recommendations. Agricultural and Forest Meteorology 142(2-4): 314-324. DOI: https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.07.011
- Espinoza Bretado, R. y J. Návar. 2005, Producción de biomasa, diversidad y ecología de especies en un gradiente de productividad en el matorral espinoso tamaulipeco del noreste de México. Revista Chapingo, Serie de Ciencias Forestales y del Ambiente 11(1): 25-31.
- Estrada Castillón, E., J. A. Villarreal Quintanilla y E. Jurado. 2005. Leguminosas del norte del estado de Nuevo León, México. Acta Botanica Mexicana 73: 1-18. DOI: https://doi.org/10.21829/abm73.2005.1003
- Estrada Castillón, E., C. Yen Méndez, A. Delgado Salinas y J. A. Villarreal Quintanilla. 2004. Leguminosas del centro del estado de Nuevo León, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 75(1): 78-85.
- FAO. 2007. El estado mundial de la agricultura y la alimentación. Pagos a los agricultores por servicios ambientales. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). Roma, Italia.
- Flores, J. y E. Jurado. 1998. Germination and early growth traits of 14 plant species native to Northern Mexico. The Southwesthern Naturalist 43(1): 40-46.
- Foroughbakhch, F., L. A. Háuad, A. E. Céspedes, E. E. Ponce y N. González. 2001. Evaluation of 15 indigenous and introduced species for reforestation and agroforestry on northeastern Mexico. Agroforestry Systems 51(3): 213-221. DOI: https://doi.org/10.1023/A:1010702510914

- Foroughbakhch, R., J. L. Hernández-Piñero, M. A. Alvarado-Vázquez, A. Carrillo-Parra, C. G. Velasco Macías y A. Rocha Estrada. 2011. Native Plants of Northeastern Mexico: Their potential in the restoration of damaged ecosystems. In: Marín, L. y D. Kovač (eds.). Native Species: Identification, Conservation and Restoration. Nova Science Publishers, Inc. Hauppauge, USA. 55 pp.
- Foroughbakhch, R., J. L. Hernández-Piñero y A. Carrillo-Parra. 2014. Adaptability, growth and firewood volume yield of multipurpose tree species in semiarid regions of Northeastern Mexico. International Journal of Agricultural Policy and Research 2(12): 444-453. DOI: https://dx.doi.org/10.15739/IJAPR.016
- Frontier, S. 1987. Applications of fractal theory to ecology. In: Legendre, P. y L. Legendre (eds.). Developments in Numerical Ecology, Series G: Ecological Sciences, vol 14. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, Germany. Pp. 335-378. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-70880-0_9
- García, J. y E. Jurado. 2008. Caracterización del matorral con condiciones prístinas en Linares N.L., México. Ra Ximhai: revista científica de sociedad, cultura y desarrollo sostenible 4(1): 1-22.
- Gómez Pompa, A. (ed.). 1978-2014. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- González Rodríguez, H. e I. Cantú Silva. 2001. Adaptación a la sequía de plantas arbustivas de matorral espinoso tamaulipeco. Ciencia UANL 4(4): 454-461.
- González-Rodríguez, H., I. Cantú Silva, R. G. Ramírez-Lozano, M. V. Gómez-Meza, M. Pando-Moreno y J. M. López-Hernández. 2011a. Potencial hídrico xilemático en cuatro especies arbustivas nativas del noreste de México. Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 17: 97-109. DOI: https://dx.doi.org/10.5154/r. rchscfa.2010.09.080
- González Rodríguez, H., I. Cantú Silva, R. G. Ramírez Lozano, M. V. Gómez Meza, J. I. Sarquís Ramírez, N. Coria Gil, J. R. Cervantes Montoya y R. K. Maiti. 2011b. Xylem water potentials of native shrubs from northeastern Mexico. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil and Plant Science 61(3): 214-219. DOI: https://doi.org/10.1080/09064711003693211



- González Rodríguez, H., R. G. Ramírez Lozano, I. Cantú Silva, M. Gómez Meza y J. Uvalle Sauceda. 2010. Composición y estructura de la vegetación en tres sitios del estado de Nuevo León, México. Polibotánica 29: 91-106.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters 4(4): 379-391. DOI: https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x
- Heiseke, D. y R. Foroughbakhch. 1990. El matorral como recurso forestal. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, México. 31 pp.
- Herrera Arreola, G., Y. Herrera, B. G. Reyes Reyes y L. Dendooven. 2007. Mesquite (*Prosopis juliflora* (Sw.) DC.), huisache (*Acacia farnesiana* (L.) Willd.) and catclaw (*Mimosa biuncifera* Benth.) and their effect on dynamics of carbon and nitrogen in soils of the semi-arid highlands of Durango Mexico. Journal of Arid Environments 69(4): 583-598. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.11.014
- Hsieh, T. C., K. H. Ma y A. Chao. 2016. iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. R. package version 2.0.12. Disponible en: https://cran.r-project.org/web/packages/iNEXT/index.html (consultado agosto de 2016).
- INEGI. 1986. Síntesis Geográfica de Nuevo León. Instituto Nacional de Geografía y Estadística. México, D.F., México. 170 pp.
- Ishaque, M., R. F. Beck y R. D. Pieper. 2008. Nutritional suitability of viscid and whitethorn acacia for ruminants. Canadian Journal of Plant Science 88(2): 299-306. DOI: https://doi.org/10.4141/CJPS06068
- Jiménez Pérez, J., E. Alanís Rodríguez, O. A. Aguirre Calderón, M. Pando Moreno y M. A. González Tagle. 2009. Análisis sobre el efecto del uso del suelo en la diversidad estructural del matorral espinoso tamaulipeco. Madera y Bosques 15(3): 5-20. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2009.1531183
- Jiménez Pérez, J., E. Alanís Rodríguez, M. A. González Tagle, O. A. Aguirre Calderón y E. J. Treviño Garza. 2013. Characterizing woody species regeneration in areas with

- different land history tenure in the tamaulipan thornscrub, Mexico. The Southwestern Naturalist 58(3): 299-304. DOI: https://doi.org/10.1894/0038-4909-58.3.299
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. Oikos 113(2): 363-375. DOI: https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Jurado, E. y J. Flores. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? Journal of Vegetation Science 16: 559-564. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02396.x
- Jurado, E., E. Estrada y A. Moles. 2001. Characterizing plant attributes with particular emphasis on seeds in Tamaulipan thornscrub in semi-arid Mexico. Journal of Arid Environments 48: 309-321. DOI: https://doi.org/10.1006/jare.2000.0762
- Jurado, E., J. F. García, J. Flores y E. Estrada. 2006. Leguminous seedling establishment in Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. Forest Ecology and Management 221: 133-139. DOI: https://doi.org/10.1016/j. foreco.2005.09.011
- López Hernández, J. M., H. González Rodríguez, I. Cantú Silva, R. G. Ramírez Lozano, M. V. Gómez Meza, M. Pando Moreno, J. I. Sarquis Ramírez, N. Coria Gil, M. Ratikanta y N. C. Sarkar. 2010. Adaptation of Native Shrubs to Drought Stress in North-eastern Mexico. International Journal of Bio-resource and Stress Management 1(1): 30-37.
- Lot, A. y F. Chiang. 1986. Manual de herbario: administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México. México, D.F., México. 142 pp.
- Lyons, K. G., B. G. Maldonado Leal y G. Owen. 2013. Community and ecosystem impacts of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) and nitrogen addition in the Sonoran Desert. Invasive Plant Science and Management 6(1): 65-78. DOI: https://doi.org/10.1614/IPSM-D-11-00071.1
- MacArhur, R. 1960. On the relative abundance of species. The American Naturalist 94(874): 25-36.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement.

 Princeton University Press. New Jersey, USA. 179 pp.

 DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0
- Martínez Hernández, D., J. Jiménez Pérez, E. Alanís Rodríguez, J. Uvalle Sauceda, P. A. Canizales Velázquez y L. Rocha

- Domínguez. 2013. Regeneración natural del matorral espinoso tamaulipeco bajo una plantación de *Eucalyptus* spp. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 5(21): 94-107.
- McAleece, N., P. J. D. Lambshead, G. L. J. Paterson y J. D. Cage. 1997. Biodiversity Professional (V.2.0). Natural History Museum and Scottish Association for Marine Science. Oban, UK. https://www.sams.ac.uk/science/outputs/ (consultado mayo de 2018).
- McGrath, D. A., C. K. Smith, H. L. Gholz y F. de A. Oliveira. 2001. Effects of land-use change on soil nutrient dynamics in Amazônia. Ecosystems 4(7): 625-645. DOI: https://doi.org/10.1007/s10021-001-0033-0
- Molina Guerra, V., M. Pando Moreno, E. Alanís Rodríguez,
 P. A. Canizales Velázquez, H. González Rodríguez y J.
 Jiménez Pérez. 2013. Composición y diversidad vegetal de dos sistemas de pastoreo en el matorral espinoso tamaulipeco del Noreste de México. Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias 4(3): 361-371.
- Mora Donjuán, C. A., E. Alanís Rodríguez, J. Jiménez Pérez, M. A. González Tagle, I. Yerena Yamallel y L. G. Cuellar Rodríguez. 2013a. Estructura, composición florística y diversidad del Matorral Espinoso Tamaulipeco, México. Ecología Aplicada 12(1-2): 29-34. DOI: https://doi.org/10.21704/rea.v12i1-2.435
- Mora Donjuán, C. A., J. Jiménez Pérez, E. Alanís Rodríguez, E. Rubio Camacho, I. Yerena Yamallel y M. A. González Tagle. 2013b. Efecto de la ganadería en la composición y diversidad arbórea y arbustiva del matorral espinoso tamaulipeco. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 4(17): 124-137.
- Morales Romero, D., J. Campo, H. Godínez Álvarez y F. Molina Freaner. 2015. Soil carbon, nitrogen and phosphorus changes from conversion of thornscrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico. Agriculture, Ecosystems and Environment 199(1): 231-237. DOI: https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.09.015
- Müeller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons. New York, USA. 547 pp.
- Munson, S. M. y W. K. Lauenroth. 2012. Plant community recovery following restoration in Semiarid Grasslands.

- Restoration Ecology 20(5): 656-663. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00808.x
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs y H. Wagner. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package version, 2-0. https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html (consultado mayo de 2018).
- Pequeño Ledezma, M. A., E. Alanís Rodríguez, J. Jiménez Pérez, M. A. González Tagle, I. Yerena Yamallel, L. G. Cuellar Rodríguez y A. Mora Olivo. 2012. Análisis de la restauración pasiva post-pecuaria en el matorral espinoso tamaulipeco del noreste de México. Ciencia UAT 7(1): 42-47. DOI: https://doi.org/10.29059/cienciauat.v7i1.39
- Pirhofer Walzl, K., J. Rasmussen, H. Høgh-Jensen, J. Eriksen, K. Søegaard y J. Rasmussen. 2012. Nitrogen transfer from forage legumes to nine neighbouring plants in a multi-species grassland. Plant and Soil 350(1-2): 71-84. DOI: https://doi.org/10.1007/s11104-011-0882-z
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity, of species. Ecology 29(3): 254-283. DOI: https://doi.org/10.2307/1930989
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R. Foundation for Statical Computing. Vienna, Austria. Pp. 275-286. https://www.r-project.org/ (consultado abril de 2017).
- Rahlao, S. J., M. T. Hoffman, S. W. Todd y K. McGrath. 2008. Long-term vegetation change in the Succulent Karoo, South Africa following 67 years of rest from grazing. Journal of Arid Environments 72(5): 808-819. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.08.003
- Rocha-Loredo, A. G., N. Ramírez-Marcial y M. González-Espinosa. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque estacional caducifolio en la depresión central de Chiapas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 87: 89-103. DOI: https://doi.org/10.17129/botsci.313
- Romahn, C. F. y H. Ramírez. 2010. Dendrometría. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Texcoco, México. 294 pp.
- Roxburgh, S. H., K. Shea y J. Bastow Wilson. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and



- mechanisms of species coexistence. Ecology 85(2): 359-371. DOI: https://doi.org/10.1890/03-0266
- Royston, P. 1992. Approximating the Shapiro-Wilk W-test for non-normality. Statistics and Computing 2(3): 117-119. DOI: https://doi.org/10.1007/BF01891203
- RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc. Boston, USA.
- Rutherford, M. C. y L. W. Powrie. 2009. Severely degraded rangeland: Implications for plant diversity from a case study in Succulent Karoo, South Africa. Journal of Arid Environments 74(6): 692-701. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.10.013
- SAGARPA. s/f. Sistemas Agroforestales. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural Pesca y Alimentación (SAGARPA). http://www.sagarpa.gob.mx/desarrolloRural/Documents/fichasCOUSSA/Sistemas%20Agroforestales.pdf (consultado junio de 2018).
- Sands, J. P., L. A. Brennan, F. Hernández, W. P. Kuvlesky, J. F. Gallagher, D. C. Ruthven y J. E. Pittman. 2009. Impacts of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) on a forb community in south Texas. Invasive Plant Science and Management 2(2): 130-140. DOI: https://doi.org/10.1614/IPSM-08-124.1
- Sarmiento Muñoz, T. I., E. Alanís Rodríguez, J. M. Mata Balderas, J. Jiménez Pérez y E. J. Treviño Garza. 2015. Caracterización del arbolado de un sistema pastoril-silvícola del matorral submontano, México. Ciencia UANL 18(72): 54-61.
- Saucedo Monarque, E., E. García Moya, A. E. Castellanos Villegas y J. L. Flores. 1997. La riqueza, una variable de respuesta de la vegetación a la introducción del zacate buffel. Agrociencias 31: 83-90.
- SEMARNAT. 2008. Informe de la situación del medio ambiente en México. Compendio estadísticas ambientales. Secretaría de Medio Ambiente y recursos Naturales (SEMARNAT). http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_resumen/03_suelos/cap3.html (consultado octubre de 2015).
- Shannon, C. 1948. A mathematical theory of communication. The Bell System Technical Journal 27(3): 379-423. DOI: https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

- Sivakumar, M. V. K. 2007. Interactions between climate and desertification. Agricultural and Forest Meteorology 142(2-4): 143-155. DOI: https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.03.025
- Torralba, M., N. Fagerholm, P. J. Burgess, G. Moreno y T. Plieninger. 2016. Do European agroforestry systems enhance biodiversity and ecosystem services? A meta-analysis. Agriculture, Ecosystems and Environment 230: 150-161. DOI: https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.002
- Tscharntke, T., Y. Clough, S. A. Bhagwat, D. Buchori, H. Faust, D. Hertel, D. Hölscher, J. Juhrbandt, M. Kessler, I. Perfecto, C. Scherber, G. Schroth, E. Veldkamp y C. Wanger. 2011. Multifunctional shade □tree management in tropical agroforestry landscapes-a review. Journal of Applied Ecology 48(3): 619-629. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01939.x
- Ugalde, J., D. Granados-Sánchez y A. Sánchez-González. 2008. Sucesión en el matorral desértico de *Larrea tridentata* (DC.) Cov. en la Sierra de Catorce, San Luis Potosí, México. Terra Latinoamericana 26(2): 153-160.
- Vandermeer, J., M. van Noordwijk, J. Anderson, C. Ong e I. Perfecto. 1998. Global change and multi-species agroecosystems: concepts and issues. Agriculture, Ecosystem and Environment 67(1): 1-22. DOI: https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00150-3
- Villa-Herrera, A., M. E. Nava-Tablada, S. López Ortiz, S. Vargas López, E. Ortega Jiménez y F. G. López. 2009. Utilización del guácimo (*Guazuma ulmifolia* Lam.) como fuente de forraje en la ganadería bovina extensiva del trópico mexicano. Tropical and Subtropical Agroecosystems 10(2): 253-261.
- Villavicencio-Enríquez, L. y J. Valdez-Hernández. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en san miguel, Veracruz, México. Agrociencia 37(4): 413-423.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21(2-3): 213-251. DOI: https://doi.org/10.2307/1218190
- Wiesmeier, M., O. Kreyling, M. Steffens, P. Schoenbach, H. Wan, M. Gierus, F. Taube, A. Kölbl e I. Kögel-Knabner. 2012. Short-term degradation of semiarid grasslands-

results from a controlled grazing experiment in Northern China. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 175(3): 434-442. DOI: https://doi.org/10.1002/jpln.201100327

Wilson, J. B. 1991. Methods for fitting dominance/diversity curves. Journal of Vegetation Science 2(1): 35-46. DOI: https://doi.org/10.2307/3235896

Morphological variation of *Cedrela odorata* (Meliaceae): contrast between natural and managed populations

Variación morfológica de *Cedrela odorata* (Meliaceae): contraste entre poblaciones naturales y con manejo

Dulce María Galván-Hernández^{1,2} , Manuel Alejandro Macedo-Villarreal¹, Francisco Federico Núñez de Cáceres-González¹, Arturo Sánchez-González², Pablo Octavio-Aguilar^{1,3}

1 Universidad Autónoma de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas, Laboratorio de Genética, km 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo, Col. Carboneras, 42184 Mineral de la

Reforma, Hidalgo, Mexico.

- 2 Universidad Autónoma de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas, Laboratorio de Ecología de Poblaciones, km 4.5 carretera Pachuca-Tulancingo, Col. Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, Mexico.
- 3 Author for correspondence: pablo_aguilar9900@uaeh.edu.mx

Received: December 13, 2017. Reviewed: February 12, 2018. Accepted: May 23, 2018. Online first: August 15, 2018. Published: October 3, 2018.

To cite as:

Galván-Hernández, D. M., M. A. Macedo-Villarreal, F. F. Núñez de Cáceres-González, A. Sánchez-González and P. Octavio-Aguilar. 2018. Morphological variation of *Cedrela odorata* (Meliaceae): contrast between natural and managed populations. Acta Botanica Mexicana 125: 157-171. DOI: 10.21829/abm125.2018.1330

DOI:

10.21829/abm125.2018.1330

ABSTRACT:

Background and Aims: *Cedrela odorata* (Spanish cedar) is a tropical tree native to America with an important international trade market. In this study, the morphological variation of *C. odorata* was compared among three conditions: logging, plantations, and natural populations, with the objective to evaluate the current condition of managed populations after harvesting and in plantations, in contrast to relatively well-preserved populations.

Methods: Two sites were chosen for each condition. The population density and four morphological attributes were measured: diameter at breast height, height, angle of branch insertion and crown form. A multivariate approach was used to compare the morphological variation among conditions (generalized discriminant factors analysis) and determine total variation distributed among size classes (cluster analysis), as well as assignment of these classes to each condition (canonical correspondence analysis). **Key results:** Four significantly different size classes were identified among all populations with specific association to condition. Strongest correlations were between highest trees with natural populations and small trees with plantations. Forest management, including harvesting and plantation conditions, reduced the phenotypical variation and modified the dasometrical attributes of *C. odorata*. The logging of the better shaped phenotypes increased the smaller size trees frequency compared to commercial size individuals, and changed the forest composition favoring small categories.

Conclusions: The forest exploitation generates homogenization in median height-class and the plantation in lower height-class. In both cases, the harvestable trees are scarce, even after 20 years of management; and they are non-existent in plantations of 15 years. These results suggest that the removal of the highest trees, as well as forest plantations, are not being effective to wood production since they do not reach commercial sizes in the time of recovery or projected growth.

Key words: dasometry, forestry, management impact, wood harvesting

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Cedrela odorata* (cedro) es un árbol tropical nativo de América con un importante mercado internacional. En el presente estudio, se comparó la variación morfológica de *C. odorata* en tres condiciones: bajo extracción, plantaciones y poblaciones naturales, con el objetivo de evaluar la condición actual de las poblaciones después de la extracción y en plantaciones, en contraste con las poblaciones relativamente bien conservadas.

Métodos: Se eligieron dos sitios para cada condición. Se midió la densidad poblacional y cuatro atributos morfológicos: diámetro a la altura del pecho, altura, ángulo de inserción de las ramas y forma de la copa. Se usó una aproximación multivariada para comparar la variación morfológica entre condiciones (análisis de funciones discriminantes generalizado), y para determinar la variación total distribuida entre clases de talla (análisis de agrupamiento); además, se asignaron esas clases a cada condición (análisis de correspondencias canónicas).

Resultados clave: En todas las poblaciones fueron identificadas cuatro clases de talla significativamente distintas. Las correlaciones más fuertes fueron entre los árboles más grandes con las poblaciones naturales y los más pequeños con las plantaciones. El manejo forestal, que incluye las condiciones bajo extracción y las plantaciones, redujo la variación fenotípica y modificó los atributos dasométricos de *C. odorata*. La extracción de fenotipos mejor conformados incrementa la frecuencia de árboles de menor talla, respecto a individuos de tamaño comercial, y cambia la composición del bosque favoreciendo las categorías pequeñas. Conclusiones: El aprovechamiento forestal genera homogenización en clases de talla mediana, en cambio, en las plantaciones se homogenizan las clases de menor tamaño. En ambos casos, los árboles cosechables son escasos, aún después de 20 años de manejo, y no existen en cultivos de 15 años. Estos resultados sugieren que la remoción de los árboles más grandes, así como las plantaciones forestales, no son efectivas para la producción de madera puesto que no se encontraron árboles de tallas comerciales en el tiempo de recuperación o crecimiento proyectado.

Palabras clave: cosecha de madera, dasometría, impacto del manejo, silvicultura.

Introduction

Spanish cedar (Cedrela odorata L., Meliaceae) is a tree native to the American tropics with high economic importance because of the quality of its timber, generating a very active international trade market. For this reason, it is considered the second most valuable tropical hardwood from the Neotropics (Cerrillo et al., 2013). To meet the high demand for this species, many countries have established extensive plantations in tropical forest and farmlands, including Asia, Africa and Australia (Russell et al., 1993; Gezahgne et al., 2004; Orwa et al., 2009). However, in most cases, the success of plantations is not evaluated under standardized criteria that consider disturbance regimes, genetic sources, management practices and forest types with different ecosystem functions, as basic topics proposed for evaluation of success in European management forests and plantations (Bengtsson et al., 2000). Several studies on established plantations of C. odorata have shown important differences on the survival and morphology of seedlings, depending on the maternal origin and environmental conditions. These findings suggest that the management of the plantation must be adjusted according to the specific parameters of each site (De Jong, 2001; Mexal et al., 2002; Healy et al., 2008; Negreros-Castillo et al., 2010; Hall et al., 2011; Gaburro et al., 2015).

Cedrela odorata has been listed in the Appendix III of the Convention on International Trade in Endangered Species of wild fauna and flora (CITES, 2010), thus allowing free trade in some countries. However, in other regions the species has been protected by specific laws causing a potential conflict of use and trade (Herrero-Jáuregui et al., 2013). The IUCN Red List considers it as Vulnerable with A1cd+2cd criteria (Mark and Rivers, 2017), because its natural populations have suffered an important reduction of at least 80% over the last 10 years, with the greatest losses on the limits of its natural distribution range. Recently, C. odorata was listed in the Official Mexican Standard NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) in the category "Subject to Special Protection" (Pr), which has caused some increase in

the establishment of plantations. In addition, extensive extraction under different forest management practices and illegal logging has substantially changed the population structure within its native distribution area. Hence, well-conformed trees of commercial size (diameter at breast height >60 cm) are rarely found and such individuals occur in remote areas only (Cerrillo et al., 2013).

Even when Cedrela odorata is considered as a fast-growing tree suitable for plantation production (Hall et al., 2011; Cunha et al., 2013), the time required to reach commercial size individuals can be up to 40 years with a yield of 445 m³/ha. Additionally, the high mortality of saplings could reduce those yields by lowering the amount of commercial size individuals at a number of 10 to 20 per hectare in plantations older than 20 years (Orwa et al., 2009; Plath et al., 2011). This low survival rate might be caused by the use of standardized management practices by the growers such as the Mexican Method of Managing Irregular Forests (known by the acronym MMOBI) and the Mexican Method of Managing Forest (known by the acronym MMOM) (Acosta-Hernández et al., 2011a). Both do not recognize the biological particularities of each species or its population dynamics, neither environmental conditions of the logging population, diversity interactions, infrastructure and planting schemes, giving priority to economic benefits and leaving aside the ecological ones (Klooster, 2006; Plath et al., 2012; Riedel et al., 2013).

Other international strategies for forest management, based on community regulation and custody or logging concessions to private companies, are aimed to homogenize the forest morphology by extraction of the oldest, sick and malformed trees and/or planting monoculture forests with native or exotic wood species (Wiersum, 1995; Bengtsson et al., 2000; Bray et al., 2003). Recently, integrated use of forest resources, including non-timber products and ecosystem services, is recommended under the Multiple-Use Forest Management method in England and North Europe (MFM) (Soriano et al., 2012).

In Mexico, natural populations of *Cedrela odorata* exist with more than 500 years of extraction history; es-



pecially on the Atlantic coast (Torelli, 1994). This region constitutes the northern limit of the natural distribution of the species (range from 26° N in Mexico to 20° S in northern Argentina) and populations are being reduced continuously by fragmentation and land use change (Navarro, 1999). Government regulation is often ignored in Mexico due to the short-term economic benefits that people see in the exploitation of C. odorata. This is reflected in an unorganized extraction of young and mature, fertile trees, thus diminishing the natural recruitment with probable forest degradation (Bray et al., 2003; Soriano et al., 2012; Herrero-Jáuregui et al., 2013). There are also reports that suggest a higher number of pest attacks might be caused by genetic erosion of the populations of C. odorata in Mexico and Bolivia (Pérez-Salicrup and Esquivel, 2008; Cerrillo et al., 2013; Calixto et al., 2015).

Environmental agencies in Mexico have included C. odorata in several conservation and protection programs since 2010. These included the establishment of strategies for seed collection, commercial propagation and prohibition of harvesting from natural populations (SEMARNAT, 2010). Unfortunately, many of those programs have failed due to several factors; one of the most important is the low survival rate of the seedlings and the subsequent abandonment of the plantations (Negreros-Castillo and Mize, 2008). In a few cases, the government provided technical support but due to poor pest control and the environmental conditions, only a few scattered individuals remained in the plantations. Similar strategies were promoted in a reforestation program 20 years ago. Likewise, the results of this program were unsatisfactory because the plants did not represent benefits to growers in the short and medium term (Cervantes et al., 2008). Such variation in management proposals and conservation strategies might enable us to compare the results of established plantations in the short (six years) and medium term (15 years); the first with known regional multiple seed sources and the second with monocultures that came from non-identified seed sources. The efficiency of the protection program for the recovery of populations with an extraction history (special protection program) and the

evaluation of scarce wild populations are still present in the central region of Mexico. Hence, the aim of this study was to compare the morphological variation of *C. odorata* trees among: i) established plantations at short and medium term, ii) logging areas under the MMOBI strategy, and iii) natural populations from central Mexico; by using a multivariate approach to evaluate the population structure after implementation of the management strategies: plantations and directed logging compared to the natural tree structure of the populations.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

Six populations of *Cedrela odorata*, natural and under different management conditions were analyzed (Fig. 1). Based on the information provided by the National Forestry Commission of Hidalgo, Mexico, two growers who participated in different reforestation programs were selected to obtain a representation of plantation populations. Likewise, several other owners were contacted to locate the populations under logging conditions. Finally, two preserved natural populations were included. In summary, two populations were chosen for each management condition (logging, plantations and natural conditions).

In the first logging site located in Coyolapa, municipality of Atlapexco (POP1) the wood extraction was performed for 20 years ago (1990's) under the parameters of the MMOBI program focusing on the harvesting of the old, sick and deformed trees; the extraction in this population was supposedly suspended in 2010 because of the inclusion of the species in Appendix III of CITES. At the second logging area in Tamala, municipality of Tepehuacán de Guerrero (POP2), the same harvesting management program was established (MMOBI) in the 1980's, and was also suspended in 2010 because of the same reason.

The first plantation site located at San Pedro, municipality of Hualazingo (POP3) was established from multiple regional seed sources since 2012, based on the Strategy for Increasing Productivity and National Forest-

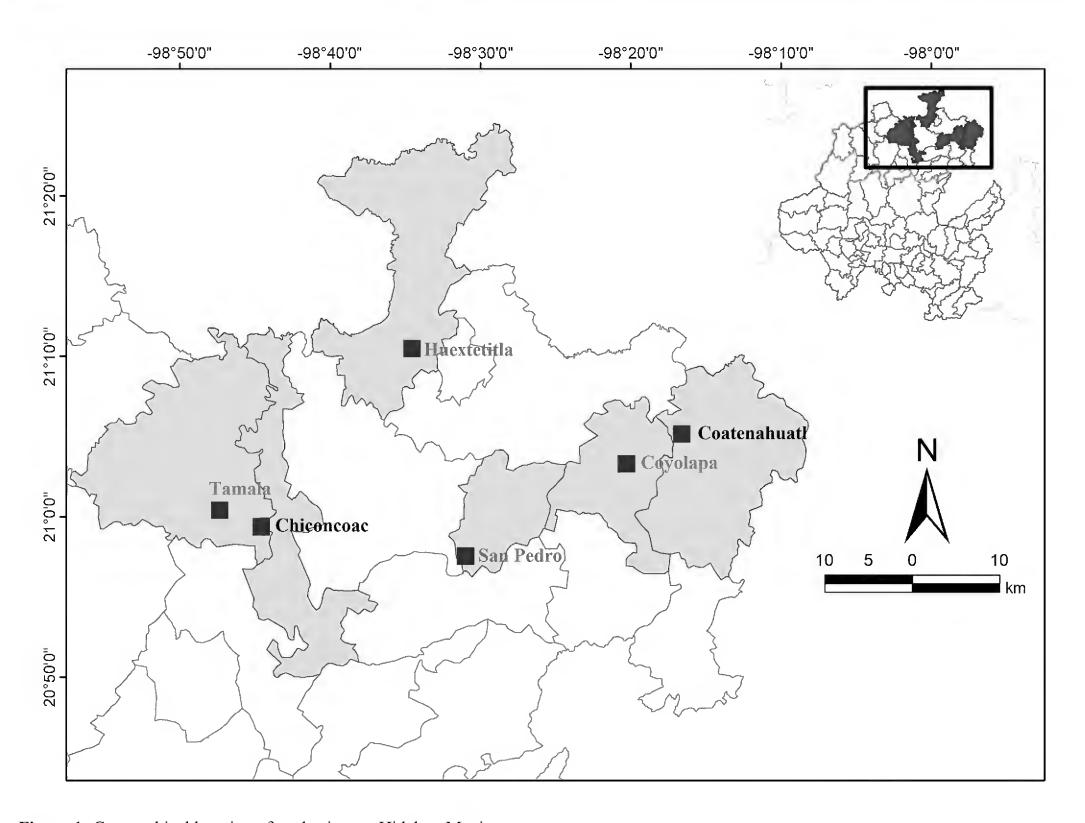


Figure 1: Geographical location of study sites on Hidalgo, Mexico.

ry Productivity 2013-2018 (CONAFOR, 2013). The second plantation in Huextetitla, municipality of San Felipe Orizatlán (POP4) was established from unknown seed sources since 2003 based on the Mexican Strategic Forestry Program 2025 (SEMARNAT-CONAFOR, 2001).

Finally, both natural populations (POP5 at Chiconcoac, municipality of Lolotla and POP6 at Coatenahuatl, municipality of Huautla) were found in areas of difficult access and are isolated on steep slopes (Table 1, Fig. 1).

Morphological traits

On each site, a quadrant of 100×100 m was established and all trees within this area were mapped to evaluate the spatial density of individuals (density) (Aguirre-Saldado

et al., 2015). Four morphological attributes were registered to describe most of the variation, as previously reported by Cunha et al. (2013): diameter at breast height in centimeters (DBH), height in meters, angle of branch insertion in grades (ABI) measured with a clinometer (SmartTool, Chicago, USA) from the base of the first branch; and crown form (CF) based on six ascending classes, 1) buds, 2) few branches, 3) less than half a circle, 4) half circle, 5) irregular circle crown, 6) circular crown (Acosta-Hernández et al., 2011a, b).

Morphological analysis

Morphological variation was compared by Generalized Discriminant Factor Analysis (GDFA) to establish signif-



Table 1: Study sites with geographic location and type of condition by population of Cedrela odorata L. in Mexico.

Condition	Identity	Location/Municipality	Geographic coordinates		Elevation
			N	W	(m a.s.l.)
Logging areas	POP1	Coyolapa/Atlapexco	21.16627	98.58302	737
	POP2	Tamala/Tepehuacán de Guerrero	21.00299	98.79972	314
Plantations	POP3	San Pedro/Huazalingo	20.949391	98.529157	401
	POP4	Huextetitla/San Felipe Orizatlán	21.04105	98.34895	493
Natural	POP5	Chiconcoac/Lolotla	21.00632	98.79852	327
	POP6	Coatenahuatl/Huautla	21.07067	98.28668	328

icant differences among trees from cultivated (plantations of six and 15 years), logging areas (harvesting of 20 years ago under MMOBI strategies before the especial protection program implementation) and natural (wild populations) conditions. DBH, height and ABI were taken as continuous predictors; the CF and origin were taken as categorical factors in the GDFA analysis.

Finally, a Canonical Correspondence Analysis (CCA) was made contrasting conditions and obtained morphological classes using two dimensions that explain 100% of Inertia. All analyses were made in STATISTICA v.10 software (Statsoft, 2011).

RESULTS

A total of 186 trees were evaluated in this project. In general, the population density was different depending on the growing conditions. The highest density was found in plantations (178+140 individuals per hectare), followed by logging areas (130+76 individuals per hectare) and the lower in natural populations (64+6 individuals per hectare); specific densities of each site are shown in Table 2. Size traits: the height of the individuals was similar in all sites under all conditions, although the diameter of the tree trunk is larger in natural conditions (DBH: 52.80+47.16) (Table 2). Form traits: the CF had better conformation (irregular circle to total circular form, 4 to 5 respectively) when the ABI had a greater angle, which increases the diameter of the tree-top (Table 2).

The GDFA showed a statistically significant difference between the two management conditions and the natural populations (F_(7.177): 74.49±31.27, p<0.0001) explained by two discriminant factors (F1 eigenvalue: 4.6, Wilk's λ : 0.084, χ^2 : 445.18, df: 14, p<0.0001; F2 eigenvalue: 1.11, Wilk's λ : 0.472, χ^2 : 134.98, df: 6, p<0.0001), with a percent of correct assignation by the model of 94.08% (managed-extraction: 100%, plantations: 98.87%, natural: 68.75%). The failed assignation of trees from natural populations was due to high heterogeneity of tree conformation. The first factor (F1) had a positive and significant correlation with DBH (r: 0.49, p<0.05), and a negative correlation with logging conditions (POP1 r: -0.876, POP2 r: -0.928, in both p<0.01), explaining a cumulative proportion of variance of 80.47%. The second factor (F2) had a positive and significant correlation with DBH (r: 0.56, p< 0.05) and CF (r: 0.51, p<0.05) and a negative correlation with young (6 years) plantation conditions (POP3 r: -0.84, p<0.01), explaining a 19.52% of cumulative proportion of variance (Fig. 2).

The cluster analysis showed four morphological classes named according to size (Height and DBH) and age (according to the establishment of the plantations), with a greater abundance of little and small individuals and a lower abundance of medium and large trees (Table 3, Fig. 3A). All of these size categories were proportionally distributed differently between conditions (Fig. 3B). The large trees had an irregular circle crown, while the

Table 2: Morphological description of *Cedrela odorata* L. individuals under different conditions. Number of individuals evaluated (N), Individuals per hectare (Ind/ha), Diameter at breast height (DBH), Commercial-sizes trees (>60 DBH) (CST), Angle of insertion of branches (AIB), Crown form (CF).

Condition	Origin	Ι	Density	Size traits		Form traits		
		N	Ind/ha	DBH (cm)	Height (m)	CST	AIB(°)	CF
Logging areas	POP1	46	184	18.44±8.67	13.52±4.02	1	49.69±20.57	3.17±1.08
	POP2	19	76	19.97±6.24	11.98±2.78	0	39.52±21.69	4.68±1.29
	TOTAL	65	130±76	18.89±8.02	13.07±3.75	1	46.72±21.25	3.62±1.33
Plantations	POP3	20	76	5.54±1.73	7.03±2.10	0	39.61±22.56	3.55±1.82
	POP4	69	276	16.25±11.37	10.75±4.40	1	47.59±22.44	3.19±1.23
	TOTAL	89	178±140	13.85±10.99	9.91±4.28	1	45.80±22.59	3.27±1.38
Natural	POP5	17	68	66.03±52.53	11.10±4.52	8	38.71±22.27	4.59±1.77
	POP6	15	60	37.80±36.31	6.90±2.96	5	49.06±22.27	5.13±1.30
	TOTAL	32	64±6	52.80±47.16	9.13±4.36	13	43.56±22.52	4.84±1.57

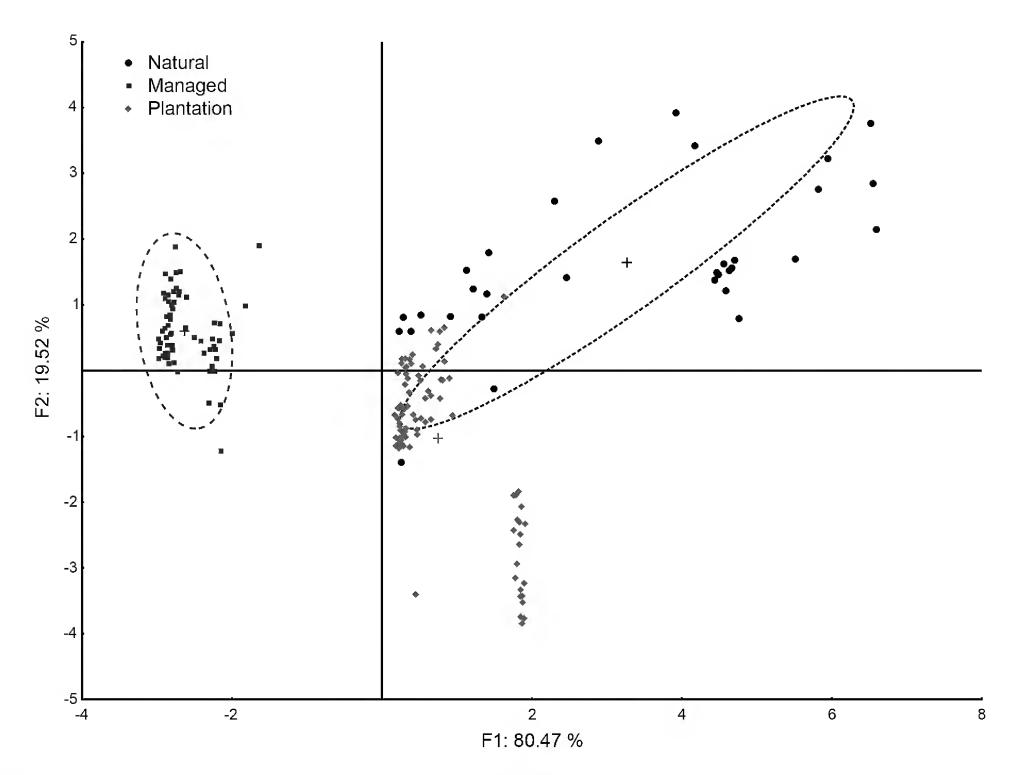


Figure 2: Generalized Discriminant Factor Analysis (GDFA) plot of Cedrela odorata L. individuals under different management conditions.



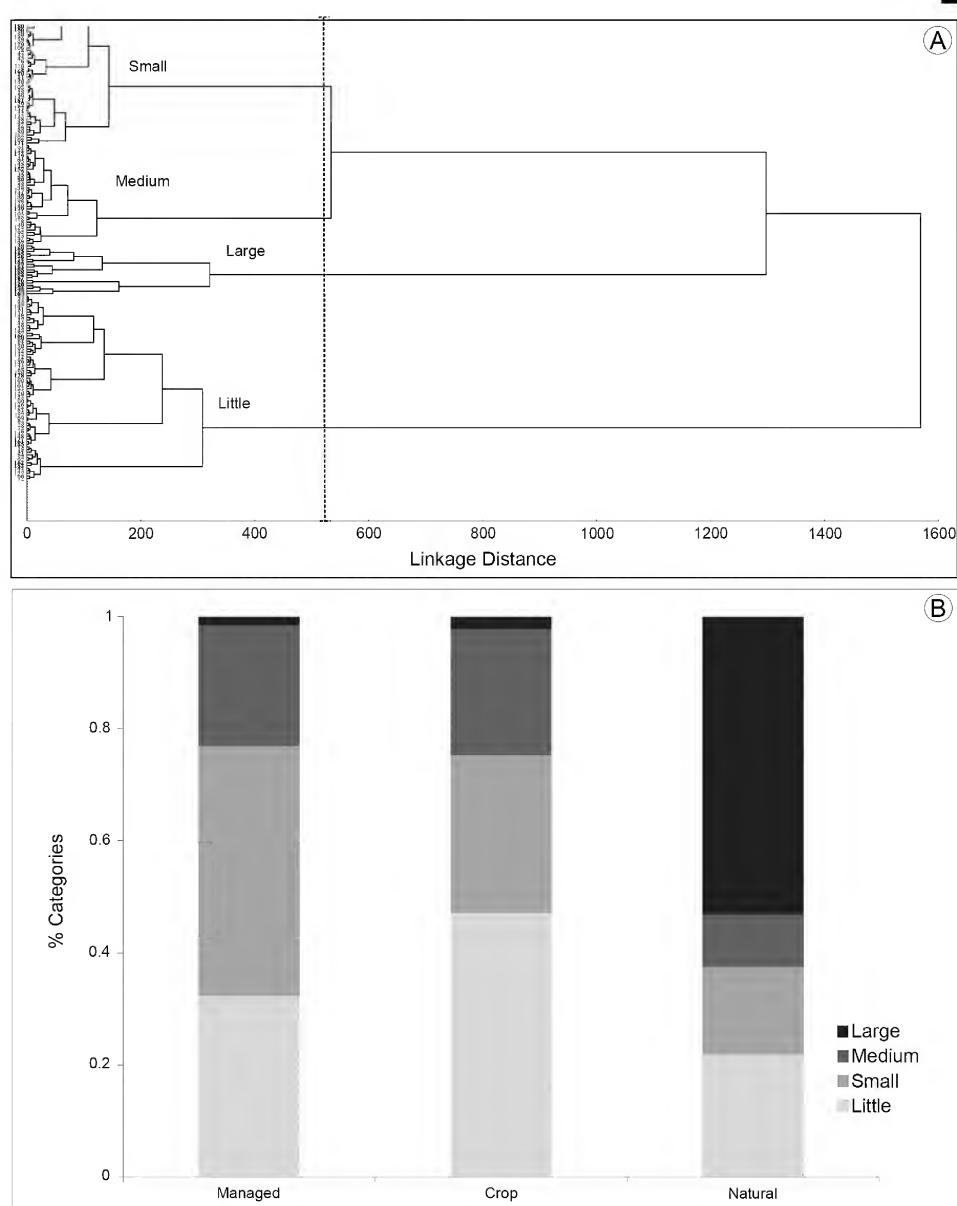


Figure 3: A. cluster analysis based on Euclidian linkage distance and Ward's agglomeration method showing four morphological classes; B. morphological class distribution of *Cedrela odorata* L. depending on management condition.

Condition

rest of the classes showed a similar tree-top conformation with less than half circle (Table 3).

The CCA revealed an association between large trees and natural populations, the medium size trees were equally distributed between logging and plantations, small size with logging area conditions and little trees with plantation. All of these relations were formed on the first axis of variation (93.02% of Inertia). The associations between little and small size trees with plantations and logging, respectively, were maintained on the second axis (6.981% of Inertia), although this dimension showed an association of medium and large size trees with natural populations (Fig. 4).

DISCUSSION

Logging condition

The obtained results suggest that the extraction practices of *C. odorata* have modified the morphological attributes of trees, in particular DBH and CF, by extraction of best conformed crowns, decreasing the frequency of the commercial-reproductive size class (higher than 20 cm of DBH, Zuidema et al., 2009) and dominance of small size category.

Supposedly the management strategies are aimed at selective removal of old-infertile, sick and deformed trees; as well as selection in a vertical structure, regardless of age and height, of the better trees to promote regeneration and development of young trees to achieve the expected commercial size (MMOBI, Hernández-Díaz et al.,

2008). Under the MMOBI program, it is expected that a distribution of diametric frequencies has normal structure type Liocourt, which ensure continuous regeneration and natural mortality. A recovery of the populations POP1 and POP2 (logging areas) would be expected by inclusion of *C. odorata* in Appendix III of CITES (2010) and NOM-059-SEMARNAT 2010 (SEMARNAT, 2010). However, the greater frequency of small size trees (Figs. 3B, 4) does not correspond to the Liocourt structure, even though the extraction activities had been interrupted; these suggest other causes of variation consumption. Additionally, eight years without logging do not show the expected regeneration because only one of 65 trees had the harvesting category.

The phenotypic diversification, mainly in logging areas, can be used as an indicator of adaptive responses because the morphological variation and diameter is highly correlated with growth progression and wood potential production (Gutiérrez-Vázquez et al., 2012). About categorical traits, the crown form is correlated to forest gap dynamics and phenologic processes of the species (Amarasekara and Denne, 2002; Asner et al., 2004). This pattern has been shown in Cedrela lilloi C. DC. in which the forest morphology structure had a negative exponential size/age distribution conditioned by a gap-phase regeneration model but modified by a density dependent mortality in old phases (Grau, 2000). Therefore, morphological variation presents a genetic component, and its interaction with the environment makes certain selective pressure on the phenotypes, resulting in different adaptations what is

Table 3: Morphological description of *Cedrela odorata* L. categories formed by the cluster analysis. Number of individuals per category (N), Diameter at breast height (DBH), Angle of insertion of branches in grades (AIB), Crown form (CF).

Categories	N	Size	traits	Form traits		
	•	DBH (cm)	Height (m)	AIB (°)	CF	
Little	70	13.71±8.31	10.13±4.65	24.88±12.62	3.61±1.53	
Small	59	15.79±7.57	10.96±3.95	52.53±6.82	3.64±1.48	
Medium	37	16.59±8.61	11.79±4.81	74.30±6.00	3.49±1.35	
Large	20	82.22±39.16	11.69±3.86	45.84±24.52	4.20±1.70	



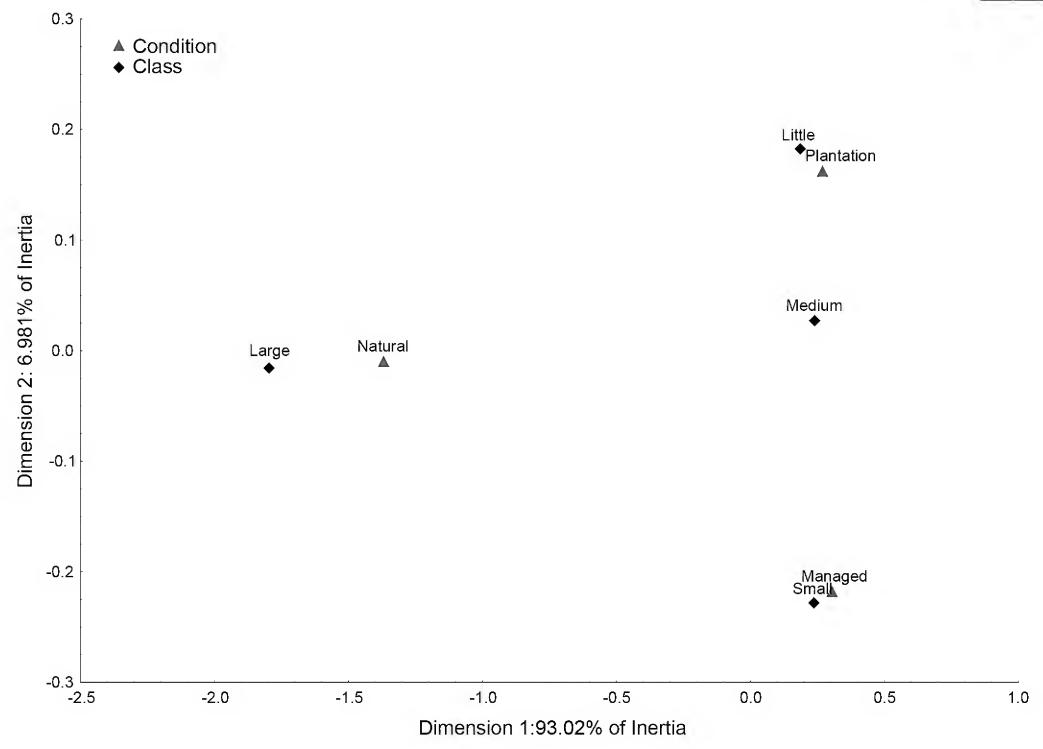


Figure 4: Canonical Correspondence Analysis (CCA) between management condition and size class of *Cedrela odorata* L. trees.

known as phenotypic plasticity. With respect to the diameter and crown form, management could be considered as a selective factor that consumes variation necessary for adapting to environmental changes, resulting in irregular circle crowns, small trees and high density dependent mortality in old phases, but increases the density of young phases by gap-dynamics (Grau, 2000; Acosta-Hernández et al., 2011b; Cunha et al., 2013; Tlaxcala-Méndez et al., 2016). Our result of higher density in logging areas compared to natural populations supports this affirmation by its high frequency of small trees.

Our results on the low frequency of little size trees, high frequency of small trees and irregular crown form in Spanish cedar logging populations could be caused by a non-registered wood extraction that was focused on the highest-fertile and commercial trees (DBH over 60 cm). Similar results have been found in other species and tropical trees such as *Cariniana ianeirensis* R. Knuth, *Cedrela fissilis* Vell., *Ficus boliviana* C.C. Berg, and *Swietenia macrophylla* King, in which the recruitment and demographic structure were negatively affected by illegal logging (Park et al., 2005).

On the other hand, in previous studies, the growth rate of *C. odorata* has shown to be fast with a plant architecture dependence of the environmental conditions (Orwa et al., 2009; Hall et al., 2011; Cunha et al., 2013). Gratzer et al. (2004) mentioned that the growth rate and survival of tropical tree species was lower at high lat-

itudes in North America; in contrast, several Nearctic species had an inverse pattern. Additionally, modeling of long-term impact of selective logging on the demographic structure of four Neotropical species (Bagassa guianensis Aubl., Hymenaea courbaril L., Manilkara huberi (Ducke) A. Chev., and Symphonia globulifera L.f.), sympatric with C. odorata, showed that recovery of the demographic structure after a logging activity requires more than 45 years, even in tropical latitudes (Sebbenn et al., 2008). Therefore, the recovery of cedar at subtropical latitudes at the extreme north of its distribution (Hidalgo, Mexico) could be even slower. Similar results were observed in the extreme southern distribution of C. odorata in Brazil, where a low survival rate and higher pest susceptibility to Hypsipyla grandella Zeller were found, particularly in trees with a diameter lower than 8 to 12 cm (Pereira et al., 2016). This increased pest susceptibility of C. odorata at the limits of its natural distribution range was corroborated by Cavers et al. (2003) and it might be related to low genetic variation (Calixto et al., 2015). About this, punctual observations of infestation by H. grandella were made only in logging area POP2 and plantation POP4, both in little and small trees categories (DBH less than 12 cm).

Plantations

In both plantations exist a dominance of little size class trees and the presence of some wider trees on 15 year old compared to six years old plantations; that were an effect of few individuals presence; both frequencies increased the heterogeneity in the plantations (POP4, DBH 16.25+11.37 cm). The plantation objectives are the preservation of the species, homogenization of any plantation and obtain a continuous sustainable wood production (Piotto et al., 2003; Loza et al., 2006). With respect to *Cedrela odorata*, a poor wood production by absence of trees with diameters over 60 cm (commercial size), even in the 15 year old plantation and the increase of size heterogeneity, questions the success of the mentioned objectives.

Loss of phenotypic variation in tree species, caused by directional selection during seed production, has been reported under cultivation conditions in which seeds are collected only from a few individuals (Van-Pelt and Sillet, 2008; Bettinger et al., 2009). This could affect the canopy structure, crown form, reproductive output, seed germination and recruitment in the short term, with a homogenization of genetic variation and intensification of the offspring mortality (El-Kassaby, 1995; Ishii et al., 2000). In the case of plantations, seed source was unknown; however, a preliminary genetic analysis showed poor genetic variation in old plantations (15 years) compared to young plantations ((six years), unpublished data). This genetic variability could be related with the low morphological variation registered in the plantations.

With respect to density, in tropical forests the individual's aggregation is related with the soil quality, canopy cover, forest gap-dynamics and tree seed source persistence in surrounding areas (Snook, 1996; Barroso ct al., 2011; Aguirre-Salado et al., 2015). Therefore, in open habitats the survival of seedlings might be compromised by desiccation, predation or mortality by competence for space, decreasing the success of propagation programs (Cervantes et al., 2008). In this study, individual density was higher in plantations, this management strategy aimed at increasing density to simplify the selection and harvesting of wood, unlike forests where only 30% of its area can be extracted (Loza et al., 2006). With respect to this, POP4 (old plantation) was planted under a standard scheme of 10,000 individuals per hectare on hills; in contrast, POP3 (young plantation) was planted on flat lands with a separation of 6 m between individuals at 5000 ind/ ha density (CONAFOR, 2013), the actual density represents only 2.76% and 1.56% of survival, respectively. These results suggest that slopes help the survival of individuals on plantations by difficult accession that limited the logging or land use change, among other factors that support major survival, observed in the old plantation.

In the study area we observe indiscriminate use of *Cedrela* wood for low quality furniture even of undeveloped trees, use of young trees as fuel source, illegal ex-



ploitation of protected populations and the abandonment of most plantations; situations which place into doubt the follow-up of management programs. For *C. odorata* the monitoring of plantations might be necessary to ensure that individuals reach commercial sizes without mortality by competition which subsequently results in economic loss (De Jong, 2001; Mexal et al., 2002; Negreros-Castillo et al., 2010; Hall et al., 2011).

Finally, we suggest consider a substantial restructuration of the actual forest management programs for *C. odorata*, considering the evaluation of genetic resources, identification and evaluation of potential seed sources, fertility quantification, and wood production capacity based on biodiversity conservation (FAO, 2007; Hernández-Díaz et al., 2008). All these parameters will need to be considered for each specific locality.

Conclusions

Cedrela odorata is a tropical tree susceptible to logging. However, the selective extraction of well-formed adults changes the morphological structure of trees in logging areas, homogenizing in middle-size classes and eliminating both small and commercial trees even after eight years without extraction. Farming could be a solution but only at the long term, because of the incipient development and increase of heterogeneity in old plantation, questioning the success of this management.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Writing, statistical analysis, data sampling, field work and design of the methods were realized by DMGH and POA; data sampling, field work and community interviews were performed by MAMV and FFNCG; ASG made methodological corrections and suggestions.

FUNDING

This research was funded by the "Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología": 1245, Catedra project to FFNG and posdoctoral grant 316763: "Acervo genético forestal del estado de Hidalgo: Estudios sobre *Cedrela odorata*, *Magnolia dealbata* y *Fagus grandiflora*", to DMGH.

ACKNOWLEDGEMENTS

To Jonathan Silva Chávez for the field work.

LITERATURE CITED

- Acosta-Hernández, C. C., M. Luna-Rodríguez, J. C. Noa-Carrazana, J. Galindo-González, S. M. Vázquez-Torres, Z. Morales-Romero and L. G. Iglesias-Andreu. 2011a. Caracterización morfológica y dasométrica de la especie amenazada *Juglans pyriformis* Liebm. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 17(1): 59-67. DOI: https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.03.015
- Acosta-Hernández, C. C., M. Luna-Rodríguez, P. Octavio-Aguilar, Z. Morales-Romero, J. Galindo-González, J. C. Noa-Carrazana, S. M. Vázquez-Torres and L. G. Iglesias-Andreu. 2011b. Efecto del aprovechamiento forestal sobre la variación morfológica de *Juglans pyriformis* Liebm. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 17(3): 379-388. DOI: https://doi.org/10.5154/r. rchscfa.2011.04.033
- Aguirre-Saldado, C. A., J. R. Valdez-Lazalde, G. Sánchez-Díaz, L. Miranda-Aragón and A. I. Aguirre-Salado. 2015. Modeling site selection for tree plantation establishment under different decision scenarios. Journal of Tropical Forest Science 27(3): 298-313.
- Amarasekara, H. and M. P. Denne. 2002. Effects of crown size on wood characteristics of Corsican pine in relation to definitions of juvenile wood, crown formed wood and core wood. Forestry 75(1): 51-61. DOI: https://doi.org/10.1093/forestry/75.1.51
- Asner, G. P., M. Keller and J. N. M. Silva. 2004. Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon. Global Change Biology 10(5): 765-783. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00756.x
- Barroso, J. G., C. I. Salimon, M. Silveira and E. F. Morato. 2011. Influence of environmental factors on the spatial distribution of five timber species exploited in Acre State, Brazil. Scientia Forestalis 39(92): 489-499.
- Bengtsson, J., S. G. Nilsson, A. Franc and P. Menozzi. 2000. Biodiversity, disturbance, ecosystem function and management of European forests. Forest Ecology and

- Management 132(1): 39-50. DOI: https://doi.org/10.1016/ S0378-1127(00)00378-9
- Bettinger, P., M. Clutter, J. Siry, M. Kane and J. Pait. 2009. Broad implications of southern United States pine clonal forestry on planning and management of forests. International Forestry Review 11(3): 331-345. DOI: https://doi.org/10.1505/ifor.11.3.331
- Bray, D. B., L. Merino-Pérez, P. Negreros-Castillo, G. Segura-Warnholtz, J. M. Torres-Rojo and H. F. M. Vester. 2003. Mexico's community-managed forest as a global model for sustainable landscapes. Conservation Biology 17(3): 672-677. DOI: https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01639.x
- Calixto, C. G., M. A. López, A. Equihua, D. E. Lira and V. M. Cetina. 2015. Growth of *Cedrela odorata* and incidence of *Hypsipyla grandella* as affected by nutrient management. Bosque 36(2): 265-273. DOI: https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000200012
- Cavers, S., C. Navarro and A. J. Lowe. 2003. A combination of molecular markers identifies evolutionarily significant units of *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in Costa Rica. Conservation Genetics 4(5): 571-580. DOI: https://doi.org/10.1023/A:1025692321860
- Cerrillo, R. M. N., N. Agote, F. Pizarro, C. J. Ceacero and G. Palacios. 2013. Elements for a non-detriment finding of *Cedrela* spp. in Bolivia-A CITES implementation case study. Journal for Nature Conservation 21(4): 241-252. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jnc.2013.01.003
- Cervantes, V., J. Carabias and V. Arriaga. 2008. Evolución de las políticas públicas de restauración ambiental. In: Sarukhán, J. (ed.). Capital natural de México, vol. III: Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. Pp. 155-226.
- CITES. 2010. Convention on International Trade in Endangered Species of wild fauna and flora. Appendices I, II and III. IOP Publishing Physics Web. https://www.cites.org/eng/app/appendices.php (consulted December, 2016).
- CONAFOR. 2013. Estrategias de Incremento a la Producción y Productividad Forestal Nacional 2013-2018. Comisión Nacional Forestal. Guadalajara, México. 63 pp.

- CONAFOR. 2017. Estrategia Nacional de Manejo Forestal Sustentable para el Incremento de la Producción y Productividad (ENAIPROS). Comisión Nacional Forestal. http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/50/6418Planeaci%C3%B3n%20ENAIPROS%20 2013-2018.pdf (consulted November, 2017).
- Cunha, T. A., C. A. G. Finger and P. R. Schneider. 2013. Modelo linear misto para o incremento em área basal de árvores individuais de cedro (*Cedrela odorata* L.) na amazônia occidental, Brasil. Ciência Florestal 23(3): 461-470. DOI: https://dx.doi.org/10.5902/1980509810557
- De Jong, W. 2001. Tree and forest management in the flood plains of the Peruvian Amazon. Forest Ecology and Management 150(1-2): 125-134. DOI: https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00686-1
- El-Kassaby, Y. A. 1995. Evaluation of the tree-improvement delivery system: factors affecting genetic potential. Tree Physiology 15(7-8): 545-550. DOI: https://doi.org/10.1093/treephys/15.7-8.545
- FAO. 2007. Conservación y manejo de recursos genéticos forestales. Vol. 1: visión general, conceptos y algunos métodos sistemáticos. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), Farmer Livelihood Development (FLD) Biodiversity International, Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos. Rome, Italy.
- Gaburro, T. A., L. V. Zanetti, V. N. Gama, C. R. D. Milanez and G. R. F. Cuzzuol. 2015. Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. Brazilian Journal of Botany 38(19): 39-49. DOI: https://doi.org/10.1007/s40415-014-0113-y
- Gezahgne, A., M. A. P. Coetzee, B. D. Wingfield, M. J. Wingfield and J. Roux. 2004. Identification of the *Armillaria* root rot pathogen in Ethiopian plantations. Forest Pathology 34(3): 133-145. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2004.00352.x
- Gratzer, G., A. Darabant, P. B. Chhetri, P. B. Rai and O. Eckmüllner. 2004. Interspecific variation in the response of growth, crown morphology and survivor ship to



- light of six tree species in the conifer belt of the Bhutan Himalayas. Canadian Journal of Forest Research 34(5): 1093-1107. DOI: https://doi.org/10.1139/X03-281
- Grau, H. R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. Journal of Tropical Ecology 16(2): 227-242. DOI: https://doi.org/10.1017/s0266467400001371
- Gutiérrez-Vázquez, B. N., E. H. Cornejo-Oviedo, M. H. Gutiérrez-Vázquez and M. Gómez-Cárdenas. 2012. Variation and prediction of basic wood density in *Cedrela odorata* L. Revista Fitotecnia Mexicana 35(5): 87-90.
- Hall, J. S., B. E. Love, E. J. Garen, J. L. Slusser, K. Saltonstall,
 S. Mathias, M. van Breugel, D. Ibarra, E. W. Bork, D.
 Spaner, M. H. Wishnie and M. S. Ashton. 2011. Tree plantations on farms: Evaluation growth and potential for success. Forest Ecology and Management 261(10): 1675-1683. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.042
- Healy, C., N. J. Gotelli and C. Potvin. 2008. Partitioning the effects of biodiversity and environmental heterogeneity for productivity and mortality in a tropical tree plantation. Journal of Ecology 96(5): 903-913. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01419.x
- Hernández-Díaz, J. C., J. J. Corral-Rivas, A. Quiñones-Chávez, J. R. Bacon-Sobbe and B. Vargas-Larreta. 2008. Evaluación del manejo forestal regular e irregular en bosques de la Sierra Madre Occidental. Madera y Bosques 14(3): 25-41. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2008.1431205
- Herrero-Jáuregui, C., M. R. Guariguata, D. Cárdenas, E. Vilanova, M. Robles, J. C. Licona and W. Nalvarte. 2013. Assessing the extent of "conflict of use" in multipurpose tropical forest trees: A regional view. Journal of Environmental Management 130: 40-47. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.08.044
- Ishii, H., J. P. Clement and D. C. Shaw. 2000. Branch growth and crown form in old coastal Douglas-fir. Forest Ecology and Management 131(1-3): 81-91. DOI: https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00202-9
- Klooster, D. 2006. Environmental certification of forest in Mexico: The political ecology of a nongovernmental market intervention. Annals of the Association of

- American Geographers 96(3): 541-565. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.2006.00705.x
- Loza, G., J. Torres and M. A. Musálem. 2006. Capítulo 12. Planificación para la elaboración de proyectos de plantaciones forestales comerciales. In: Musálem, M. A. (ed.). Silvicultura de plantaciones comerciales. Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, México. 175 pp.
- Mark, J. and M. C. Rivers. 2017. *Cedrela odorata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T32292A68080590. DOI: https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3. RLTS.T32292A68080590.en
- Mexal, J. G., R. A. Cuevas-Rangel, P. Negreros-Castillo and C. Paraguirre-Lezama. 2002. Nursery production practices affect survival and growth of tropical hard woods in Quintana Roo, Mexico. Forest Ecology and Management 168(1-3): 125-133. DOI: https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00735-6
- Navarro, C. 1999. Annual year report of the Mesoamerican domestication of *Cedrela* and *Swietenia* Project. Project No. CS-FS-2 USDA, CATIE. Turrialba, Costa Rica. 20 pp.
- Negreros-Castillo, P. and C. W. Mize. 2008. Regeneration of mahogany and Spanish cedar in gaps created by rail road tie extraction in Quintana Roo, Mexico. Forest Ecology and Management 255(2): 308-312. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.052
- Negreros-Castillo, P., M. Apodaca-Martínez and C. W. Mize. 2010. Efecto de sustrato y densidad en la calidad de plántulas de cedro, caoba y roble. Madera y Bosques 16(2): 7-18. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2010.1621169
- Orwa, C., A. Mutua, R. Kindt, R. Jamnadass and S. Anthony. 2009. Agroforestree database: a tree reference and selection guide version 4.0. IOP Publishing Physics Web. http://www.worldagroforestry.org/publication/agroforestree-database-tree-species-reference-and-selection-guide-version-40 (consulted December, 2017).
- Park, A., M. J. Justiniano and T. S. Fredericksen. 2005. Natural regeneration and environmental relationships of tree species in logging gaps in a Bolivian tropical forest. Forest Ecology and Management 217(2-3): 147-157. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.056

- Pereira, L. D., F. D. Fleig, E. A. Meyer, K. Lanzarin and K. Wolf. 2016. Suscetibilidade do cedro ao ataque de pragas em Floresta Estacional Decidual. Pesquisa Agropecuária Brasileira 51(5): 607-614. DOI: https://doi.org/10.1590/S0100-204X2016000500022
- Pérez-Salicrup, D. R. and R. Esquivel. 2008. Tree infection by *Hypsipyla grandella* in *Swietenia macrophylla* and *Cedrela odorata* (Meliaceae) in Mexico's southern Yucatán Peninsula. Forest Ecology and Management 255(2): 324-327. DOI: https://doi.org/10.1016/j. foreco.2007.09.054
- Piotto, D., F. Montagnini, L. Ugalde and M. Kanninem. 2003. Performance of forest plantations in small and medium-sized farms in the Atlantic low lands of Costa Rica. Forest Ecology and Management 175(1-3): 195-204. DOI: https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00127-5
- Plath, M., K. Mody, C. Potvin and S. Dorn. 2011. Establishment of native tropical timber trees in monoculture and mixed-species plantations: Small-scale effects on tree performance and insect herbivory. Forest Ecology and Management 261(3): 741-750. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.004
- Plath, M., S. Dorn, H. Barrios and K. Mody. 2012. Diversity and composition of arboreal beetle assemblages in tropical pasture afforestations: effects of planting schemes and tree species identity. Biodiversity and Conservation 21(13): 3423-3444. DOI: https://doi.org/10.1007/s10531-012-0372-5
- Riedel, J., S. Dorn, M. Plath, C. Potvin and K. Mody. 2013. Time matters: Temporally changing effects of planting schemes and insecticide treatment on native timber tree performance on former pasture. Forest Ecology and Management 297: 49-56. DOI: https://doi.org/10.1016/j. foreco.2013.02.003
- Russell, J. S., D. M. Cameron, I. F. Whan, D. F. Beech, D. B. Prestwidge and S. J. Rance. 1993. Rainforest trees as a new crop for Australia. Forest Ecology and Management 60(1-2): 41-58. DOI: https://doi.org/10.1016/0378-1127(93)90022-F
- Sebbenn, A. M., B. Degen, V. C. R. Azevedo, M. B. Silva, A. E. B. de Lacerda, A. Y. Ciampi, M. Kanashiro, F.

- D. Carneiro, I. Thompson and M. D. Loveless. 2008. Modeling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest. Forest Ecology and Management 254(2): 335-349. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.009
- SEMARNAT. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010.
- SEMARNAT-CONAFOR. 2001. Programa Estratégico Forestal para México 2025. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT)-Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). Informe Final versión 2.1. Cd. Mx., México. 191 pp.
- Snook, L. K. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. Botanical Journal of the Linnean Society 122(1): 35-46. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996. tb02061.x
- Soriano, M., K. A. Kainer, C. L. Staudhammer and E. Soriano. 2012. Implementing multiple forest management in Brazil nut-rich community forest: Effect of logging on natural regeneration and forest disturbance. Forest Ecology and Management 268: 92-102. DOI: https://doi.org/10.1016/j. foreco.2011.05.010
- Statsoft Inc. 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10.IOP Publishing PhysicsWeb. http://www.statsoft.com/Products/STATISTICA-Features
- Tlaxcala-Méndez, R. M., H. M. de los Santos-Posadas, P. Hernández-de la Rosa and J. L. López-Ayala. 2016. Variation of form factor and taper in provenances of Spanish cedar (*Cedrela odorata* L.). Agrociencia 50(1): 89-105.
- Torelli, N. 1994. Characteristics and prospects for rational use (harvesting) of Mexican tropical forest. Holz als Roh-und



- Werkstoff 52(5): 337-341. DOI: https://doi.org/10.1007/bf02621429
- Van-Pelt, R. and S. C. Sillet. 2008. Crown development of coastal *Pseudotsuga menziesii* including a conceptual model for tall conifers. Ecological Monographs 78(2): 283-311. DOI: https://doi.org/10.1890/07-0158.1
- Wiersum, K. F. 1995. 200 years of sustainability in forestry: Lessons from history. Environmental Management 19(3): 321-329. DOI: https://doi.org/10.1007/BF02471975

Zuidema, P. A., R. J. W. Brienen, H. J. During and B. Güneralp. 2009. Do persistently fast-growing juveniles contribute disproportionately to population growth? A new analysis tool for matrix models and its application to rainforest trees. The American Naturalist 174(5): 709-719. DOI: https://doi.org/10.1086/605981



Cuatro nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares (Glomeromycota) asociados con *Agave karwinskii y A. angustifolia* (Agavaceae) de Oaxaca, México

Four new records of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) associated with *Agave karwinskii* and *A. angustifolia* (Agavaceae) in Oaxaca, Mexico

Eduardo Chimal-Sánchez^{1,3} , Irma Reyes Jaramillo¹ , Jose Yabin Salmerón-Castro¹ , Nancy Vázquez-Pérez² , Lucía Varela-Fregoso¹

- I Universidad Autónoma Metropolitana, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Unidad Iztapalapa, 09340 Cd. Mx., México.
- 2 Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Cuernavaca, Morelos, México.
- 3 Autor para la correspondencia: chimalse31@xanum.uam.mx, chimalse31@gmail.com

Recibido: 12 de marzo de 2018. Revisado: 17 de abril de 2018. Aceptado: 23 de mayo de 2018. Primero en línea: 21 de agosto de 2018. Publicado: 3 de octubre de 2018.

Citar como: Chimal-Sánchez, E., I. Reyes Jaramillo, J. Y. Salmerón-Castro, N. Vázquez-Pérez y L. Varela-Fregoso. 2018. Cuatro nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares (Glomeromycota) asociados con *Agave karwinskii* y *A. angustifolia* (Agavaceae) de Oaxaca, México. Acta Botanica Mexicana 125: 173-187. DOI: 10.21829/abm125.2018.1356

DOI: 10.21829/abm125.2018.1356

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: Los agaves son un recurso natural apreciado por la gente de Oaxaca como fuente de alimento y para la producción de mezcal; sin embargo, hay escasa información de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) asociados a ellos. El objetivo de este estudio es contribuir al conocimiento taxonómico de los HMA en México con cuatro nuevos registros; en particular, en agaves mezcaleros de la región semiárida de Oaxaca.

Métodos: En nueve sitios de los Valles Centrales y de la Sierra Sur de Oaxaca se recolectó suelo rizosférico de tres plantas de *Agave karwinskii* y de *A. angustifolia* para aislar las esporas de HMA y realizar preparaciones permanentes con alcohol polivinílico en lactoglicerol (PVLG) y reactivo de Melzer. Con base en caracteres morfológicos de las esporas se realizó la identificación taxonómica. Asimismo, se determinó el ambiente edáfico como la textura, el pH activo (1:2.5 suelo-agua), el porcentaje de materia orgánica, el fósforo disponible y las bases extraíbles Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, K⁺ y Na⁺.

Resultados clave: Cuatro especies de Glomeromycota se citan por primera vez para México: *Acaulos-pora minuta, A. papillosa, A. reducta* y *Paraglomus bolivianum*, todas asociadas con la rizósfera de *Aga-ve karwinskii* y las últimas dos especies también con la de *A. angustifolia*. Los HMA se registraron en suelos de textura gruesa, ricos en calcio y pobres en fósforo disponible. Las descripciones taxonómicas e ilustraciones de las cuatro especies son presentadas.

Conclusiones: Con estos cuatro nuevos registros, *Acaulospora minuta, A. papillosa, A. reducta* y *P. bolivianum*, se contabilizan 148 especies de HMA en México. Oaxaca es un estado de alta diversidad florística y centro de diversificación de plantas, entre ellos los agaves; sin embargo, los HMA han sido escasamente estudiados y probablemente su diversidad taxonómica sea importante.

Palabras clave: Acaulospora, Agave, HMA, mezcal, Paraglomus, simbiosis.

ABSTRACT:

Background and Aims: The agaves are a natural resource appreciated by about people from Oaxaca as food source and for the mescal production; however, there is scarce information the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) associated to them. The objective of this study is to contribute to the taxonomic knowledge of the AMF in Mexico with four new records; in particular, in mescal agaves of the semi-arid region of Oaxaca.

Methods: In nine sites of the Central Valleys and the Southern Highlands of Oaxaca, rhizosphere soil was collected from three plants of *Agave karwinskii* and *A. angustifolia* to isolate the spores of AMF, and to make permanent preparations with polyvinyl lacto glicerol (PVLG) and reagent of Melzer. Morphological characters of the spores were used for taxonomic identification. The soil texture, the active pH (1:2.5 soil-water), the percentage of organic matter, the available phosphorus and the extractable bases Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, K⁺ and Na⁺ were determined.

Key results: Four species of Glomeromycota are cited for the first time from Mexico: *Acaulospora minuta*, *A. papillosa*, *A. reducta* and, *Paraglomus bolivianum*, all associated with the rhizosphere of *Agave karwinskii* and, the last two species, also with that of *A. angustifolia*. The AMF were registered in soils of thick texture, rich in calcium and poor in available phosphorus. The taxonomic descriptions and illustrations of the four species are presented.

Conclusions: With these four new records, *Acaulospora minuta*, *A. papillosa*, *A. reducta* and *P. bolivianum*, 148 species of AMF are known from Mexico. Oaxaca is a state of high floristic diversity and a center of diversification of plants, among them agaves; however, the AMF have been barely studied and their taxonomic diversity is probably important.

Key words: Acaulospora, Agave, AMF, mescal, Paraglomus, symbiosis.

Introducción

Los agaves cultivados o silvestres son parte del paisaje del estado de Oaxaca, en donde *Agave angustifolia* Haw. y *A. karwinskii* Zucc. (Agavaceae) son plantas de importancia cultural y económica para sus pobladores, además de formar parte de diversos tipos de vegetación como el matorral xerófilo y el bosque tropical caducifolio. Sus usos son variados, en especial los jugos de tallos y base de hojas cocidos que se utilizan para preparar el mezcal; su elaboración tradicional se ha conservado por generaciones de grupos indígenas de Oaxaca, los cuales identifican a los agaves y al mezcal como un símbolo de identidad cultural (García-Mendoza et al., 2004; Vázquez-Pérez, 2015).

Agave angustifolia crece de manera silvestre en toda la sierra occidental del sur y sureste de México. En Oaxaca es conocido como espadín; por su alta producción en azúcares, tiempo de maduración (5-7 años) y fácil propagación por hijuelos, se ha convertido en el principal maguey cultivado en el estado destinado a la producción de mezcal. También se usan otros agaves silvestres como A. karwinskii que posee distintas variedades y formas morfológicas silvestres y manejadas, se le conoce con diferentes nombres comunes: cuishe, san martín y tobasiche, en los Valles Centrales; mientras que bicuishe y madrecuishe son los nombres empleados en la Sierra Sur de Oaxaca. Esta especie se caracteriza por tener un tallo largo (caulinar) que se utiliza también para la producción del mezcal en forma artesanal a nivel local (García-Mendoza et al., 2004; Vázquez-Pérez, 2015).

Diversas investigaciones indican que los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA, Glomeromycota) se asocian con las raíces de agaves, como *Agave marmorata* Roezl, *A. salmiana* Otto ex Salm-Dyck (Camargo-Ricalde et al., 2003), *A. lechuguilla* Torr., *A. striata* Zucc. (García-Sánchez et al., 2008), *A. potatorum* Zucc. (Carballar-Hernández et al., 2013) y *A. angustifolia* (Ochoa-Meza et al., 2009). La simbiosis de los HMA con los agaves puede ser de gran importancia para su supervivencia y nutrición en los ecosistemas áridos y semiáridos que habitan, debido a que en estos ambientes se presentan altas temperaturas, poca disponibilidad de agua, fósforo y nitrógeno en el

suelo (Montaño et al., 2008). Debido a la relevancia de los agaves mezcaleros y a su simbiosis con los HMA, se han realizado estudios enfocados a determinar la diversidad de estos hongos presentes en los suelos en donde crecen *A. karwinskii, A. marmorata* y *A. potatorum* de los Valles Centrales (Carballar-Hernández et al., 2013), así como de *A. potatorum* en la región Mixteca de Oaxaca (Hernández-Morales et al., 2014), con el fin de utilizar consorcios de HMA potencialmente eficientes para el cultivo de los agaves mezcaleros (Robles-Martínez et al., 2013).

En los Valles Centrales de Oaxaca, Carballar-Hernández (2009) y Carballar-Hernández et al. (2013) registraron en A. marmorata, A. karwinskii y A. potatorum una amplia diversidad de especies de HMA en condiciones naturales; principalmente de las familias Acaulosporaceae y Glomeraceae. Asimismo, reportaron morfoespecies del género Acaulospora Gerd. & Trappe con caracteres morfológicos diferentes a los de las especies de HMA ya descritas, lo cual sugiere que en el suelo de los agaves hay una diversidad taxonómica de HMA aún desconocida. Así, al estudiar los HMA asociados con A. angustifolia y A. karwinskii en los Valles Centrales y en la Sierra Sur de Oaxaca, en la presente investigación, se identificaron tres especies del género Acaulospora y una de Paraglomus J.B. Morton & D. Redecker no registradas con anterioridad en ecosistemas de México (Alarcón et al., 2012; Montaño et al., 2012), particularmente en agaves (Carballar-Hernández et al., 2013; Robles-Martínez et al., 2013). De esta manera, los objetivos de este estudio son reportar y presentar las descripciones taxonómicas de cuatro nuevos registros de especies de HMA para México, provenientes del estado de Oaxaca, asociados al suelo de dos especies de agaves mezcaleros: A. angustifolia y A. karwinskii.

MATERIALES Y MÉTODOS

El muestreo se realizó en la Región de los Valles Centrales y en la Región de la Sierra Sur de Oaxaca; ambas pertenecen a la Provincia Biogeográfica Sierra Madre del Sur. El clima es semi-seco cálido a semi-cálido (BSh) con lluvias en verano. Los suelos que predominan



son Regosoles, Leptosoles, Calcisoles y Phaeozems. La vegetación comprende selvas bajas caducifolias y matorrales xerófilos que se encuentran fuertemente alterados y fragmentados por las actividades agropecuarias (INE-GI, 2010).

El muestreo de suelo rizosférico se hizo durante la temporada de secas (enero 2016) en nueve sitios de muestreo (S), cinco en los Valles Centrales (S1 al S5) y cuatro en la Sierra Sur (S6 al S9) (Cuadro 1). En cada uno de ellos se seleccionaron tres plantas diferentes de A. karwinskii o de A. angustifolia y, de cada agave, se recolectó una muestra compuesta de suelo a partir de tres sub-muestras de 600g c/u, tomadas alrededor de la base de la planta a una profundidad de 0 a 20 cm. Se colocaron en bolsas de plástico negras para su traslado al Laboratorio de Edafología de la Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa (UAM-IZ). Asimismo, se establecieron macetas para la propagación de los HMA con el suelo recolectado (500 g/maceta) en condiciones de invernadero para obtener esporas recién formadas (Stutz y Morton, 1996). Las plantas hospederas fueron maíz (Zea mays L.) y una leguminosa (Leucaena sp.) conocida como guaje. El período de propagación fue de seis meses con riegos cada tercer día.

La extracción de esporas de HMA se hizo por el método de tamizado en húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson, 1963), usando 100 g de suelo por cada muestra. Para separar las esporas del material mineral y orgánico del suelo se centrifugó en una solución de sacarosa al 60%. Por medio de un microscopio estereoscópico (Leica Zoom 2000, Nueva York, EUA) se separaron los morfotipos de los HMA, se contabilizaron y se realizaron preparaciones permanentes de las esporas con alcohol polivinílico en lactoglicerol (PVLG) y PVLG con reactivo de Melzer (1:1, v/v) como lo recomienda la International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM, 2017). De esta manera se observaron al microscopio óptico (Olympus BX41, Tokio, Japón) con contraste de interferencia de Nomarski y se tomaron microfotografías con una cámara Olympus (C5060, Tokio, Japón).

La determinación taxonómica de las especies de HMA se basó en el reconocimiento, comparación y contraste de los caracteres morfológicos de sus esporas y la reacción al reactivo de Melzer de las capas que constituyen la pared. Las esporas se midieron con una reglilla micrométrica acoplada a uno de los oculares del microscopio y su coloración se obtuvo con una fórmula de porcentajes de azul, magenta, amarillo y negro (INVAM, 2017). Esta información se contrastó con las descripciones de las especies de Glomeromycota conocidas y disponibles en "arbuscular mycorrhizal fungi phylogeny (Schüβler, 2017), en el INVAM (2017) y en descripciones e ilustraciones de HMA propuesto por Blaszkowski (2017). Para describir las paredes de las esporas de Acaulospora se siguió la terminología empleada por Oehl et al. (2012); para las esporas de Paraglomus se empleó la terminología de Oehl y Sieverding (2004) y Aragão de Mello et al. (2013). Los ejemplares biológicos de referencia se depositaron en el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) (acrónimo de acuerdo con Holmgren et al., 1990) del Instituto Politécnico Nacional (IPN) y respaldos en el laboratorio de Edafología de la Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa (UAM-IZ) que están disponibles para su consulta.

Para caracterizar el ambiente edáfico donde crecen los agaves y los HMA se practicaron los siguientes análisis de acuerdo con los procedimientos propuestos en Jackson (1976) y Van Reeuwijk (1999): pH por medio de un potenciómetro (Thermo Scientific, Orion Star, Singapur), en una relación 1:2.5 suelo-agua, la textura por el método de Bouyoucos, la materia orgánica (MOS) por combustión húmeda por el método de Walkley & Black y el fósforo disponible por el método de Olsen (Olsen et al., 1954). Las bases extraíbles calcio (Ca⁺⁺), magnesio (Mg⁺⁺), sodio (Na⁺) y potasio (K⁺) se extrajeron con una solución de acetato de amonio 1N, pH 7; así el Ca++ y Mg++ fueron valorados por el método de Versenato (EDTA), mientras que el Na⁺ y el K⁺ se determinaron por medio de flamometría de emisión (Flame Photometer M410, Corning; Halstead, Essex Inglaterra).

Cuadro 1: Sitios de recolecta de suelo asociado a *Agave angustifolia* Haw. y *Agave karwinskii* Zucc. en los Valles Centrales (S1-S5) y Sierra Sur (S6-S9) de Oaxaca, México. * Según la localidad, los pobladores nombran y conocen a *Agave karwinskii* como cuishe, san martín, tobasiche, bicuishe o madrecuishe; mientras que al *Agave angustifolia*, como espadín. Metros sobre el nivel del mar (m s.n.m.), pH es el activo relación 1:2.5 (suelo:agua), porcentaje materia orgánica (MO), fósforo disponible (P)(Olsen et al., 1954).

Sitio	Coordenadas	Altitud	Especie vegetal	Características del sitio y condiciones edáficas en donde
		(m s.n.m.)		crecen los agaves mezcaleros
S1, San Pedro Totolapan	16°40'58"N	940	Agave karwinskii	Matorral xerófilo semi-conservado y poblaciones silvestres de
	96°18'23"O		(cuishe*)	agave. Suelo franco-arenoso, pH: 7.52 (H ₂ O), MO: 2.68%, P: 4 mg kg ⁻¹ .
S2, km 50 Carretera Oaxaca	16°38'31"N	1508	Agave angustifolia	Zona de cultivo abandonada con individuos de A. angustifolia.
- Ejutla	96°44'04.2"O		(espadín)	Suelo franco-arenoso, pH: 7.19 (H ₂ O), MO: 2.16%, P: 0.8 mg kg ⁻¹ .
S3, San Agustín Amatengo	16°31'05.8"N	1387	Agave karwinskii	Vegetación secundaria con poblaciones manejadas de agave.
	96°47'08.2"O		(san martín*)	Suelo arenoso-franco, pH: 7.28 (H ₂ O), MO: 3.26%, P: 0.7 mg kg ⁻¹ .
S4, San Agustín Amatengo	16°31'05.8"N	1387	Agave karwinskii	Vegetación secundaria con poblaciones de agave, cercas vivas
	96°47'08.2"O		(tobasiche*)	para delimitar terrenos. Suelo franco-arenoso, pH: 7.86 (H ₂ O), MO: 2.51%, P: 0.47 mg kg ⁻¹ .
S5, km 89 Carretera Ejutla -	16°22'23.1"N	1518	Agave karwinskii	Sitio perturbado con pastoreo evidente y poblaciones toleradas
Miahuatlán	96°39'07.6"O		(bicuishe*)	de agave. Suelo franco-arenoso, pH: 8.06, MO: 4.3%, P: 0.53 mg kg ⁻¹ .
S6, San Luis Amatlán,	16°22'28.7"N	1525	Agave karwinskii	Matorral xerófilo semi-conservado con acacias, Leucaena
Miahuatlán	96°39'11.1"O		(madrecuishe*)	(guajes), opuntias y poblaciones de agaves en cercos vivos. Suelo franco-arenoso, pH: 8.02, MO: 5.72%, P: 1.2 mg kg ⁻¹ .
S7, San Luis Amatlán,	16°22'28.7"N	1525	Agave angustifolia	•
Miahuatlán	96°39'11.1"O		(espadin)	acacias, guajes y agaves cultivados. Suelo franco-arenoso, pH: 8.04, MO: 4.78%, P: 2.0 mg kg ⁻¹ .
S8, San Luis Amatlán,	16°22'23.4"N	1555	Agave karwinskii	Matorral xerófilo y selva baja caducifolia semi-conservada
Miahuatlán	96°28'39.9"O		(bicuishe*)	con leguminosas espinosas, pastos y agaves silvestres. Suelo franco-arenoso, pH: 7.96, MO: 5.4%, P: 4.2 mg kg ⁻¹ .
S9, San Luis Amatlán,	16°22'23.4"N	1555	Agave karwinskii	Matorral xerófilo y selva baja caducifolia semi-conservada con
Miahuatlán	96°28'39.9"O		(madrecuishe*)	leguminosas, gramíneas y agaves silvestres. Suelo francoarenoso, pH: 8.0, MO: 4.09%, P: 0.25 mg kg ⁻¹ .

Taxonomía

Acaulospora minuta Oehl, Tchabi, Hount., Palenz., I.C. Sánchez & G.A. Silva, J. Appl. Bot. Food Qual. 84: 214. 2011. TIPO: Benin. Sur de Guinea, 08°20'N; 01°51'E, sabana natural, XII.2006, F. Oehl F0366 (holotipo: 3343 (ZT), isotipo: 3344 (ZT)). MycoBank MB 561834. Figs. 1A-D.

Esporas solitarias en el suelo dispuestas lateralmente sobre restos del sáculo esporífero que es hialino, esporas color anaranjado claro (0/10/40/0), globosas, 150-170 μm de diámetro, al romperse la pared de la espora se divide en tres grupos, pared externa (OW), intermedia (MW) e interna (IW); la pared más externa (OW) con tres capas (OWL1-L3), ninguna de las capas reaccionó al reactivo de Melzer, juntas tienen un grosor de 4.8 μm; OWL1 evanescente, ausente en esporas maduras; OWL2 color anaranjado claro (0/10/40/0), laminada, 3.1 μm de grosor, cubierta de diminutas depresiones regulares, 1.18-1.52 μm de diámetro, profundidad menor a 1 μm, separación entre 0.9 y 1.8 μm, de distribución homogénea, OWL3



similar en color a OWL2, menor a 1 μm de grosor; la pared intermedia (MW) con dos capas hialinas (MWL1-L2), no reaccionaron al reactivo de Melzer, semiflexibles, fuertemente adheridas que hace pensar que se trata de una sola capa, ambas capas miden 1.3-1.5 μm de grosor, la pared interna (IW) con tres capas (IWL1-L3) hialinas, semiflexibles, en conjunto miden 2.57 μm; IWL1 menos de 1 μm de grosor con pequeñas granulaciones sobre su superficie; IWL2 1.3 μm de grosor, reaccionó al reactivo de Melzer cambiando su coloración de hialina a rosada (0/30/20/0); IWL3 midió menos de 0.5 μm de grosor; cicatriz subcircular, 13.5 μm de ancho y 15.5 μm de largo; el borde de su circunferencia engrosado y ornamentado con las diminutas depresiones.

Hábitat y distribución: *Acaulospora minuta* solo se había reportado de Benin, del Oeste Sub-Sahariano de

África en el suelo de siete sitios de sabana natural y de zonas de cultivo con *Dioscorea* spp. En invernadero *A. minuta* formó simbiosis micorrízica con plantas como *D. cayenensis* Lam., *D. rotundata* Poir. y *Sorghum bicolor* Pers. (Oehl et al., 2011). Ahora también se distribuye en el sureste mexicano en el estado de Oaxaca, en la rizósfera de *A. karwinskii*.

Material examinado: MÉXICO. Oaxaca, municipio San Agustín Amatengo (S3), Valles Centrales de Oaxaca, 1387 m s.n.m., 16°31'05.8"N, 96°47'08.2"O, en la rizósfera de *Agave karwinskii* (san martín): suelo arenoso-franco (79.2% arena, 16.4% limo y 4.4% arcilla), neutro (pH: 7.28, H₂O), medianamente rico en MO (3.26%), muy pobre en fósforo disponible (0.7 mg kg⁻¹), con altos contenidos de calcio (15 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y magnesio (7.5 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y bajos en potasio (0.29 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y so-

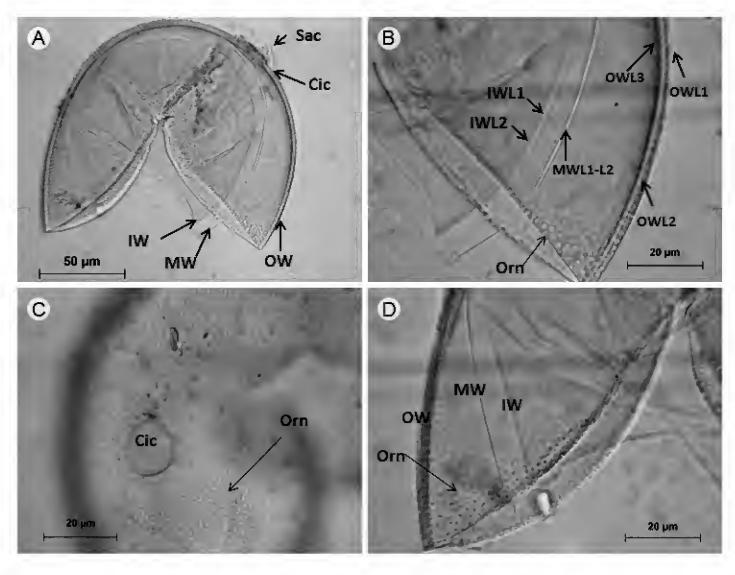


Figura 1: *Acaulospora minuta* Oehl, Tchabi, Hount., Palenz., I.C. Sánchez & G.A. Silva. A-D. esporas en reactivo de Melzer, A. espora con una cicatriz (Cic), restos del sáculo (Sac) y pared de la espora que se divide en externa (OW), intermedia (MW) e interna (IW); B. OW constituida de tres capas (OWL1-L3) con ornamentación (Orn) en OWL2, MW con dos capas (MWL1-L2), IW con tres capas (IWL1-L3), únicamente la capa IWL2 reaccionó al reactivo de Melzer, IWL3 al medir menos de 0.5 μm de grosor es una capa difícil de observar por estar fuertemente adherida a IWL2; C. detalle de la cicatriz (Cic) y de la ornamentación (Orn) de la espora en la pared laminada; D. detalle de la ornamentación (Orn) que consiste en depresiones sobre la capa laminada de OW, mientras que las capas intermedias (MW) e internas (IW) son hialinas y lisas; solo la capa más interna de IW reaccionó ligeramente al reactivo de Melzer.

dio (0.14 cmoles₍₊₎kg⁻¹), 20.I.2016, *J. Y. Salmerón-Castro* 008a (ENCB).

Comentarios taxonómicos: El género Acaulospora está constituido por 55 especies formalmente descritas; de ellas, casi 65% presenta esporas con algún tipo de ornamentación en la pared laminada (Oehl et al., 2012; Schüβler, 2017) como son espinas (A. spinosa Walker & Trappe), tubérculos (A. tuberculata Janos & Trappe), depresiones (A. scrobiculata Trappe), verrugas (A. ignota Blaszk., Góralska, Chwat & Goto), pliegues cerebriformes (A. rehmii Sieverd. & S. Toro) o una doble ornamentación que consiste de espinas o depresiones encerradas por un retículo (A. bireticulata F.M. Rothwell & Trappe o A. reducta Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira). Debido a que A. minuta posee esporas con una pared laminada cubierta con depresiones diminutas (<2µm de diámetro) distribuidas de forma regular, puede ser diferenciada de A. cavernata Blaszk., A. excavata Ingleby & C. Walker, A. foveata Trappe & Janos, A. reducta y A. verna Blaszk., que presentan depresiones de mayor tamaño (>4 µm de diámetro) en la capa laminada. Acaulospora minuta difiere de A. baetica Palenz., Oehl, Azcón-Aguilar & G.A. Silva, A. herrerae E. Furrazola, B.T. Goto, G.A. Silva, Sieverd. & Oehl, A. lacunosa J.B. Morton, A. nivalis Oehl, Palenz., Sánchez-Castro, G.A. Silva & Sieverd., A. scrobiculata y A. sieverdingii Oehl, Sýkorová, Blaszk. & G.A. Silva, porque las depresiones en las capas laminadas son más grandes e irregulares en comparación con las depresiones regulares diminutas en diámetro de A. minuta. Asimismo, difiere de A. alpina Oehl, Sýkorová & Sieverd., que presenta depresiones regulares sobre la capa laminada, pero que son de forma cónica y más grandes y espaciadas que en A. minuta. Otras especies como A. paulinae Blasz. o A. punctata Oehl, Palenz., Sánchez-Castro, G.A. Silva, C. Castillo & Sieverd., presentan esporas ornamentadas con depresiones, pero a diferencia de A. minuta son más grandes en diámetro, profundidad y distancia de separación entre ellas (Oehl et al., 2012; Pereira et al., 2015).

Acaulospora papillosa C.M.R. Pereira & Oehl. Phytotaxa 260(1): 16. 2016. TIPO: BRASIL. Pernambuco, Tamandaré, Reserva Biológica de Saltinho, 8°43'09"S, 35°10'11"O, bosque tropical húmedo, 01.IV.2015, *C. M. R. Pereira* 87964 (URM) (isotipos: 87965-87967 (URM), 55192 (ZT)). MycoBank MB 814407. Figs. 2A-E.

Esporas solitarias en el suelo, sin presencia del sáculo esporífero; blancas con tonalidades de amarillo (0/0/40/0), globosas, 62-82 µm de diámetro, al romperse, la pared de la espora se divide en tres grupos, pared externa (OW), intermedia (MW) e interna (IW); la pared externa (OW) con tres capas (OWL1-L3), ninguna de las capas reaccionó al reactivo de Melzer, juntas 3.4 μm de grosor, OWL1 evanescente, hialina, 1.1-2.2 μm de grosor, cubierta de finas papilas, 0.7 µm de diámetro, separación entre ellas 1.2 µm; OWL2 color amarillo claro (0/0/40/0), laminada, lisa, 1.8-2.4 μm de grosor; OWL3 hialina, semiflexible, menor a 1 µm de grosor, fuertemente adherida a OWL2; la pared intermedia (MW) con dos capas subhialinas (MWL1-L2), no reaccionan al reactivo de Melzer, semiflexibles, ambas miden 1.2 µm de grosor; la pared interna (IW) con dos capas (IWL1-L2) hialinas, semiflexibles; IWL1, menor de 1 µm, con granulaciones sobre su superficie como la mayoría de las especies de Acaulospora (Oehl et al., 2012); IWL2 1.5 μm de grosor, reaccionó al reactivo de Melzer cambiando su coloración hialina a púrpura rojizo (20/80/40/0) o púrpura intenso (40/80/40/0).

Hábitat y distribución: *Acaulospora papillosa* solo se había reportado del suelo recuperado de un bosque tropical húmedo en Pernambuco, Brasil. En cultivos puros *A. papillosa* formó simbiosis micorrízica arbuscular con *Zea mays* (Pereira et al., 2016). Ahora también se distribuye en el sureste mexicano en el estado de Oaxaca, asociado al suelo de los agaves mezcaleros *A. angustifolia* y *A. karwinskii*.

Material examinado: MÉXICO. Oaxaca, municipio Ejutla (S2), km 50 carretera Oaxaca - Ejutla, Va-



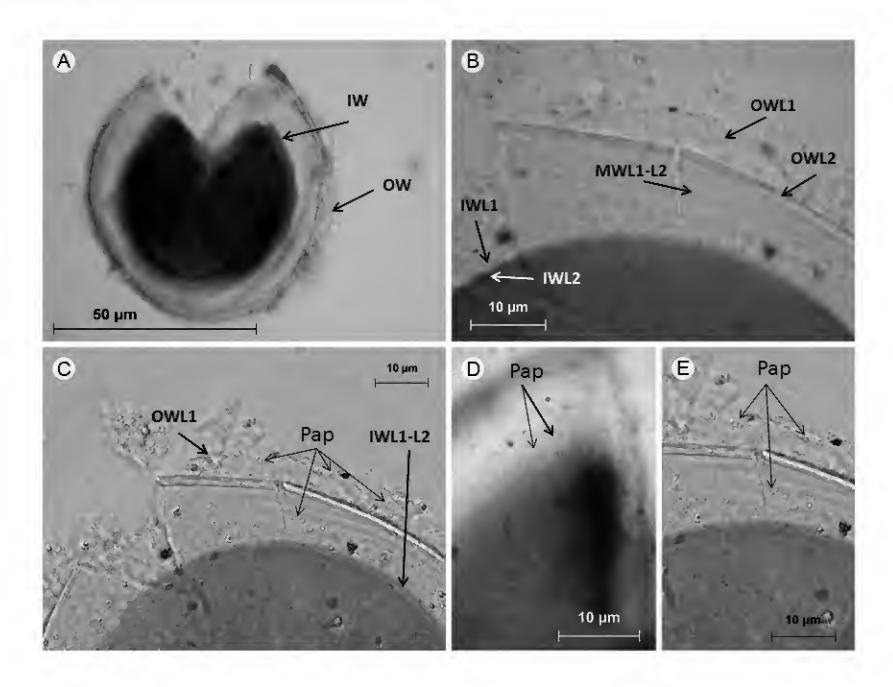


Figura 2: *Acaulospora papillosa* C.M.R. Pereira & Oehl. A-E. esporas en reactivo de Melzer, A. espora con pared externa (OW) e interna (IW); B. detalle de la capa evanescente, hialina (OWL1) y laminada (OWL2) en OW; de las capas hialinas intermedias (MWL1-L2) y de las dos capas hialinas internas (IWL1-L2) en donde sólo la capa IWL2 reaccionó al reactivo de Melzer; C. vista de las papilas (Pap) sobre OWL1 y pared interna con dos capas (IWL1-L2); D. papilas (Pap) vistas en primer plano; E. detalle de la ornamentación que consiste de finas papilas (Pap) sobre la capa más externa (OWL1).

lles Centrales de Oaxaca, 1508 m s.n.m., 16°38'31"N, 96°44'04.2"O, en la rizósfera de *A. angustifolia* (espadín): suelo franco-arenoso (63.4% arena, 20.2% limo y 16.4% arcilla), neutro (pH: 7.19, H₂O), medianamente rico en MO (2.16%), muy pobre en fósforo disponible (0.8 mg kg⁻¹), con altos contenidos de calcio (28 cmoles₍₊₎kg⁻¹), magnesio (6.7 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y potasio (0.65 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y bajo en sodio (0.18 cmoles₍₊₎kg⁻¹), 20.I.2016, *J. Y. Salmerón-Castro 004* (ENCB). Municipio San Agustín Amatengo (S4), Valles Centrales de Oaxaca, 1387 m s.n.m., 16°31'05.8"N, 96°47'08.2"O, en la rizósfera de *A. karwinskii* (tobasiche): suelo franco-arenoso (63.2% arena, 18.2% limo y 18.4% arcilla), ligeramente alcalino (pH: 7.86, H₂O), medianamente rico en MO (2.51%) y muy pobre en fósforo disponible (0.4 mg kg⁻¹), 20.I.2016,

J. Y. Salmerón-Castro 006 (UAMIZ), *007* (UAMIZ). Municipio San Luis Amatlán, Miahuatlán (S6), Sierra Sur de Oaxaca, 1525 m s.n.m., 16°22'28.7"N y 96°39'11.1"O, en la rizosfera de *A. karwinskii* (madrecuishe): suelo francoarenoso (57.6% arena, 26% limo y 16.4% arcilla), ligeramente alcalino (pH: 8.02, H₂O), rico en MO: 5.72%, muy pobre en fósforo disponible (1.2 mg kg⁻¹); con altos contenidos de calcio (28.5 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y magnesio (7.9 cmoles₍₊₎kg⁻¹), mediano en potasio (0.43 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y bajo en sodio (0.13 cmoles₍₊₎kg⁻¹), 21.I.2016, *J. Y. Salmerón-Castro 016* (UAMIZ).

Comentarios taxonómicos: *Acaulospora papillosa* puede ser reconocida por las pequeñas papilas en la capa evanescente (OWL1) de la pared de las esporas, ya que

en la mayoría de las especies de Acaulospora con ornamentaciones como espinas (A. spinosa), tubérculos (A. tuberculata), depresiones (A. scrobiculata), verrugas (A. ignota), pliegues cerebriformes (A. rehmii) o doble ornamentación (A. bireticulata o A. reducta) se presentan en la pared laminada (OWL2) (Oehl et al., 2012; Schüβler, 2017). Las únicas especies de Acaulospora con una capa externa (OWL1) con ornamentaciones son A. pustulata, A. tortuosa (Palenzuela et al., 2013) y A. colliculosa (Kaonongbua et al., 2010). Las dos primeras especies al presentar una ornamentación de pústulas o estructuras como hifas irregulares muy grandes difieren de las diminutas papilas presentes en A. papillosa; mientras que A. colliculosa además de presentar protuberancias hemisféricas mayores a 1 µm de diámetro, presenta dos cicatrices que revelan su formación entrofosporoide y no acaulosporoide como en A. papillosa. Acaulospora papillosa puede ser confundida con A. morrowiae Spain & N.C. Schenck o A. rugosa J.B. Morton, por su similitud en el tamaño de las esporas; sin embargo, ninguna de estas especies presenta ornamentación en la capa evanescente como A. papillosa.

Acaulospora reducta Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira, Mycotaxon 130(4): 986. 2016. TIPO: BRASIL. Pernambuco, Goiana, Estación experimental de Itapirema, 13 m s.n.m., 7°38′20″S, 34°57′10″O, plantaciones agrícolas con Manihot esculenta Crantz, 1.VI.2011, C. M. R. Pereira s.n. (holotipo: 87697 (URM), isotipos: 87698 (URM), 55894 (ZT)). MycoBank 812332. Figs. 3A-F.

Esporas libres en el suelo y no en esporocarpos, cicatriz en forma de estrella irregular, 14.5 μm de ancho, 17.8 μm de largo; restos del sáculo esporífero color amarillo claro (0/10/40/0), esporas color anaranjado (0/20/60/0), 150 μm de diámetro, al romperse la pared de las esporas se divide en tres grupos, pared externa (OW), intermedia (MW) e interna (IW); la pared más externa (OW) con tres capas (OWL1-L3), ninguna de estas capas reaccionó al reactivo de Melzer; OWL1 hialina, semipermanente, de 2 μm de grosor; OWL2 color anaranjado (0/20/60/0), laminada, 5.8-9.5 μm de grosor, con grandes depresiones,

algunas circulares, 5.9 µm de diámetro, otras subcirculares, 7.8 µm de largo, 5.2 µm de ancho, la mayoría de forma irregular, hasta 7.8 µm de ancho, 17.9 µm de largo, 2-4 µm de profundidad, las depresiones de textura rugosa interna con pequeñas depresiones, menos de 1 µm de diámetro; OWL3 similar en color a OWL2, menor a 1 μm de grosor; la pared intermedia (MW) con dos capas hialinas (MWL1-L2), que no reaccionaron al reactivo de Melzer, semiflexibles, fuertemente adheridas entre ellas, casi 2 µm de grosor; la pared interna (IW) con al menos dos capas (IWL1-L2) hialinas, semiflexibles; IWL1 1.6 μm de grosor con excrecencias sobre su superficie; IWL2 3.1 µm de grosor con reacción al reactivo de Melzer tiñéndose hacia una coloración púrpura-rosado (0/60/30/10). De acuerdo a Pereira et al. (2015), la pared interna IW de A. reducta presenta tres capas; sin embargo, no fue posible distinguir la tercera capa IWL3 en nuestra revisión, probablemente por su delgadez y por estar fuertemente adherida a IWL2.

Hábitat y distribución: *Acaulospora reducta* solo se había reportado del suelo recuperado de bosque tropical húmedo, de regiones semiáridas en la "Caatinga" y de una sabana en "El Cerrado" del trópico brasileño (Pereira et al., 2015). Ahora también se distribuye en el sureste mexicano en el estado de Oaxaca, asociado a la rizósfera de *Agave karwinskii*.

Material examinado: MÉXICO. Oaxaca, municipio San Agustín Amatengo (S3), Valles Centrales de Oaxaca, 1387 m s.n.m., 16°31'05.8"N y 96°47'08.2"O, en suelo rizosférico de *Agave karwinskii* (san martín): suelo arenoso-franco (79.2% arena, 16.4% limo y 4.4% arcilla), neutro (pH: 7.28, H₂O), medianamente rico en materia orgánica (3.26%), muy pobre en fósforo disponible (0.7 mg kg⁻¹); con altos contenidos de calcio (15 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y magnesio (7.5 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y bajos en potasio (0.29 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y sodio (0.14 cmoles₍₊₎kg⁻¹), 20.I.2016, *J. Y. Salmerón-Castro 008b* (ENCB).

Comentarios taxonómicos: *Acaulospora reducta*, al presentar esporas con una pared laminada (OWL2) con



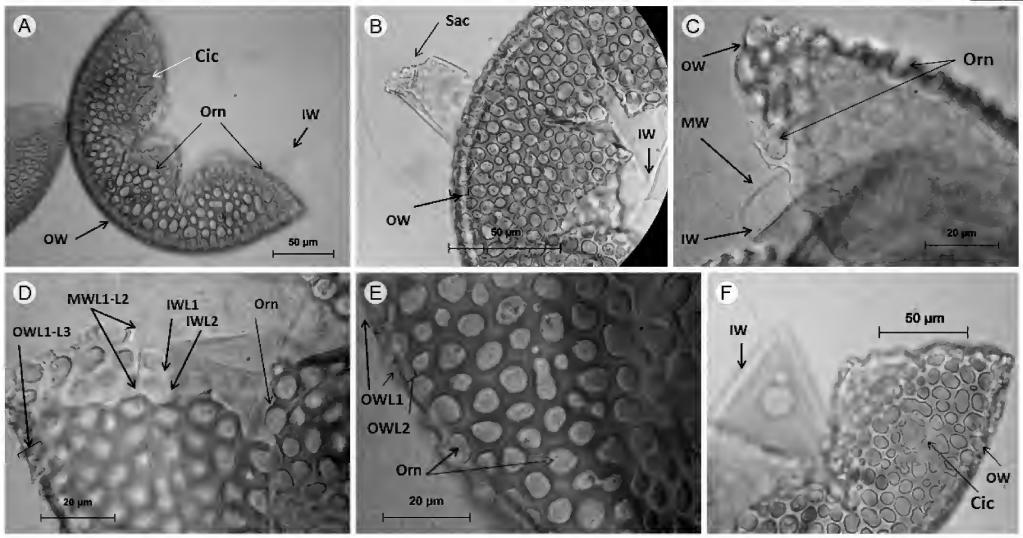


Figura 3: *Acaulospora reducta* Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira. A-F. esporas en reactivo de Melzer (solo la segunda capa interna (IWL2) hialina se tiñe púrpura-rosado (0/60/30/10) en el reactivo de Melzer), A. detalle de la ornamentación (Orn), cicatriz (Cic), pared externa (OW) e interna (IW) de la espora; B. espora con restos del sáculo (Sac), pared externa (OW) e interna (IW); C. espora con la pared externa (OW), intermedia (MW) e interna (IW) y detalle de la ornamentación (Orn); D. número de capas (L) en la pared externa (OWL1-L3), intermedia (MWL1-L2) e interna (IWL1-L2) con detalle de la ornamentación (Orn) en OW; E. espora con la capa hialina más externa (OWL1) y la capa laminada (OWL2) que muestra la ornamentación (Orn) consistente de grandes depresiones y en su interior tienen otras depresiones pequeñas; F. espora con cicatriz (Cic) en la pared externa (OW) y reacción del reactivo de Melzer en la pared interna (IW).

doble ornamentación consistente de grandes depresiones irregulares (7.8-5.2 × 7.8-17.9 μm) y una rugosidad que consiste de pequeñas depresiones en su interior (<1 μm) puede ser fácilmente diferenciada de otras especies del género *Acaulospora* (Oehl et al., 2012). Solo *Acaulospora bireticulata*, *A. elegans* Trappe & Gerd. y *A. denticulata* Sieverd. & Toro (Oehl et al., 2012) tienen doble ornamentación; sin embargo, estas especies no presentan depresiones en la capa laminada como *A. reducta*, sino proyecciones poligonales redondeados en la punta y encerrados por un retículo (*A. bireticulata* y *A. elegans*) o sin este retículo (*A. denticulata*). *Acaulospora reducta* puede confundirse con *A. excavata* y *A. verna* ya que estas especies también presentan esporas ornamentadas con grandes depresiones en la capa laminada; sin embargo, el análisis detallado

de las ornamentaciones permite diferenciarlas. En *A. excavata* las depresiones son más circulares y homogéneas en cuanto a su diámetro y profundidad, además de que la superficie de los hoyos es lisa, mientras que en *A. reducta* las depresiones son más irregulares y están ornamentadas en su interior. Por último, *Acaulospora reducta* difiere de *A. verna* en el tamaño promedio de las esporas (150 µm vs 75 µm) y en que la superficie interna de las depresiones está ornamentada y no es lisa como en *A. verna* (Pereira et al., 2015).

Paraglomus bolivianum (Sieverd. & Oehl) Oehl & G.A.
Silva, J. Appl. Bot. Food. Quality. 86: 115. 2013. =
Pacispora boliviana Sieverd. & Oehl, J. Appl. Bot. 78: 79. 2004. TIPO: BOLIVIA. Santa Cruz de la Sierra,

Gran Chaco, 550 m s.n.m., 18°05'S; 63°20'O, pastizal degradado en un ecosistema semiárido, s.f., s.c. (Nr. 35-3501 (ZT)). MycoBank 488665. Figs. 4A-D.

Esporocarpos desconocidos; esporas solitarias en el suelo, color pardo claro (0/20/80/0), globosas, 85-90 μm de diámetro; al romperse la pared de la espora se separa en dos grupos, pared externa (OW) e interna (IW); la pared externa con tres capas (OWL1-OWL3) que no reaccionan al reactivo de Melzer; OWL1 hialina, semi-permanente, lisa, 2.8 μm de grosor, ausente en esporas maduras; OWL2 color pardo claro (0/20/80/0), permanente, laminada, 3.1 μm de grosor, ornamentada con depresiones, 3.6 μm de diámetro, 1.5 μm de profundidad, separadas 2.5 μm en promedio; OWL3 pardo muy cla-

ro (0/0/20/0), permanente, lisa, menor a 1 μm de grosor, fuertemente adherida a OWL2; la pared interna (IW) con tres capas (IWL1-L3) hialinas que no reaccionan al reactivo de Melzer, juntas 3.1 μm de grosor; IWL1 menor a 0.7 μm; IWL2 1.9 μm y IWL3 menor a 0.5 μm de grosor; hifa de sostén sub-hialina, recta, 5.9 μm de amplitud en la base de la espora, con dos capas (HWL1-L2) continuas con la pared externa de la espora, juntas 2.2 μm de grosor, poro de la hifa de sostén cerrado por un septo que se origina de la capa OWL3.

Hábitat y distribución: *Paraglomus bolivianum* solo se había reportado de Suramérica, de Santa Cruz, Bolivia, en un pastizal (pH: 6.5) y de Pernambuco, Brasil, en bosque seco "Caatinga" (pH: 5.2-6.8) y vegetación coste-

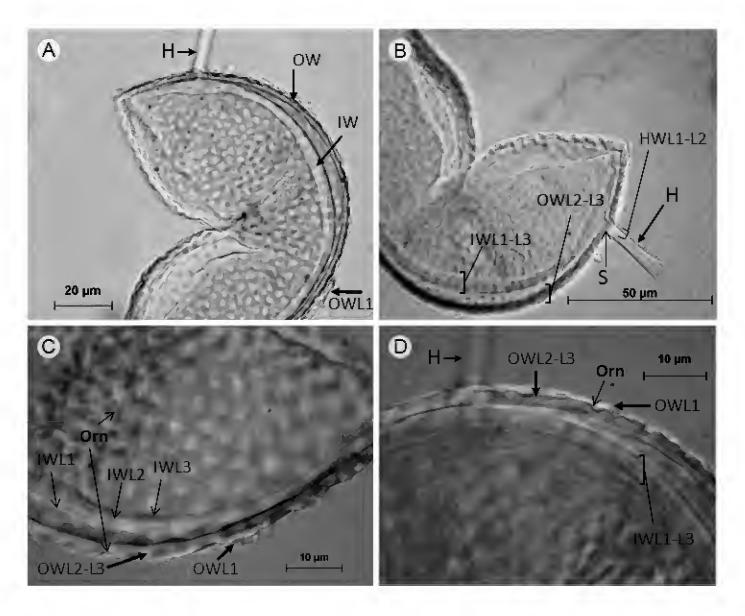


Figura 4: *Paraglomus bolivianum* (Sieverd. & Oehl) Oehl & G.A. Silva = *Pacispora boliviana* Sieverd. & Oehl. A-D. esporas en reactivo de Melzer sin reacción, A. espora con hifa (H) y dos grupos de paredes, una externa (OW) y una interna (IW), en OW se aprecian restos de la capa hialina más externa (OWL1); B. pared externa con una capa laminada (OWL2) y una permanente (OWL3), pared interna constituida por tres capas hialinas (IWL1-L3) y detalle de la hifa (H) con un septo (S) y dos capas (HWL1-L2) que son continuas con la pared externa de la espora; C. capa hialina (OWL1), laminada OWL2 y capa permanente OWL3 en la pared externa de la espora, nótese la ornamentación (Orn) en la capa laminada (OWL2) consistente de grandes depresiones, además detalle de las tres capas (IWL1, IWL2 y IWL3) hialinas en la pared interna de la espora; D. espora con hifa (H) presentando la capa hialina (OWL1), laminada (OWL2) y permanente (OWL3) en la pared externa de la espora y detalle de las tres capas hialinas (IWL1-L3) en la pared interna de la espora.



ra ((pH: 5.1) (Oehl y Sieverding, 2004; Aragão de Mello et al., 2013)). Ahora se distribuye también en el sureste mexicano en el estado de Oaxaca, asociado a la rizósfera de *Agave angustifolia* y *A. karwinskii*.

Material examinado: MÉXICO. Oaxaca, municipio San Pedro Totolapan (S1), Valles Centrales de Oaxaca, 940 m s.n.m., 16°40'58"N, 96°18'23"O, en suelo rizosférico de A. karwinskii (cuishe): suelo franco-arenoso (66% arena, 27.6% limo y 6.4% arcilla), neutro (pH: 7.52, H₂O), medianamente rico en materia orgánica (2.68%), muy pobre en fósforo disponible (4 mg kg⁻¹); con altos contenidos de calcio (21.2 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y magnesio (16.5 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y bajos en potasio (0.45 cmoles₍₊₎kg⁻¹) y sodio (0.18 cmoles₍₊₎kg⁻¹), 20.I.2016, *J. Y. Salmerón-Castro 002* (ENCB). Municipio Ejutla (S2), km 50 carretera Oaxaca - Ejutla, Valles Centrales de Oaxaca, 1508 m s.n.m., 16°38'31"N, 96°44'04.2"O, en la rizósfera de A. angustifolia: suelo franco-arenoso (63.4% arena, 20.2% limo y 16.4% arcilla), neutro (pH: 7.19, H₂O), medianamente rico en MO (2.16%), muy pobre en fósforo disponible (0.8 mg kg⁻¹), con altos contenidos de calcio (28 cmoles₍₊₎kg⁻¹), magnesio $(6.7 \text{ cmoles}_{(+)} \text{kg}^{-1})$ y potasio $(0.65 \text{ cmoles}_{(+)} \text{kg}^{-1})$ y bajo en sodio (0.18 cmoles₍₊₎kg⁻¹), 20.I.2016, J. Y. Salmerón-Castro 003 (UAMIZ), 006 (UAMIZ).

Comentarios taxonómicos: *Paraglomus bolivia-num* es la única especie conocida de Paraglomerales que presenta esporas pigmentadas y una ornamentación con depresiones en la capa OWL2 muy grandes y profundas (en promedio 3.6 µm de diámetro, 1.5 µm de profundidad y una separación de 2.5 µm) en comparación con *P. pernambucanum* Oehl, C.M. Mello, Magna & G.A. Silva que tiene esporas hialinas o ligeramente amarillas y una capa laminada con depresiones más pequeñas (0.5-1.1 µm de diámetro, 0.5-1.0 µm de profundidad y 1.3-2.4 µm de separación entre ellas) y superficiales (Aragão de Mello et al., 2013). *Paraglomus brasilianum* (Spain & J. Miranda) Morton & Redecker es otra especie del género que presenta una capa OWL2 con ornamentación pero con un patrón finamente reticulado (INVAM, 2017)

y no en depresiones como en *P. bolivianum* o *P. pernambucanum*. En el caso de *P. occultum* (C. Walker) J.B. Morton & D. Redecker, *P. laccatum* (Blaszk.) Renker, Blaszk. & Buscot, *P. majewskii* Blaszk. & Kovács y *P. turpe* Oehl, V.M. Santos & Palenz. estos HMA forman esporas hialinas a subhialinas y sin ninguna ornamentación en la capa laminada OWL2, así que pueden ser fácilmente diferenciadas de las esporas pardo claro y ornamentadas de *P. bolivianum* (Blaszkowski et al., 2012; Oehl et al., 2016; INVAM, 2017).

Paraglomus bolivianum fue descrito originalmente como Pacispora boliviana Sieverd. & Oehl debido a que todas las especies que conforman el género Pacispora Sieverd. & Oehl presentan esporas tipo glomoide con una pared compuesta de dos grupos; cada grupo está constituido por tres capas y por lo regular la segunda capa interna (IWL2) reacciona al reactivo de Melzer (Oehl y Sieverding, 2004). De esta manera, P. bolivianum se puede diferenciar de Pacispora franciscana Sieverd. & Oehl y P. robigina Sieverd. & Oehl porque son especies de HMA con esporas sin ornamentaciones en la capa OWL2, y la capa IWL2 reacciona al reactivo de Melzer. Asimismo, P. bolivianum, al presentar esporas con una capa laminada con grandes depresiones y sin reacción al reactivo de Melzer en ninguna de sus capas (Figs. 4A-D), se puede diferenciar de Pacispora chimonobambusae (C.G. Wu & Y.S. Liu) Sieverd. & Ochl ex C. Walker, Vestberg & Schuessler, P. dominikii Sieverd. & Oehl, P. scintillans (S.L. Rose & trappe) Sieverd. & Oehl ex C. Walker, Vestberg & Schuessler, P. coralloidea Sieverd. & Oehl y P. patagonica (Novas & Fracchia) C. Walker, Vestberg & Schuessler porque en estas especies las esporas presentan una capa OWL2 con una ornamentación consistente de proyecciones semejantes a tubos o verrugas y la capa IWL2 tiene reacción al reactivo de Melzer (Oehl y Sieverding, 2004; Novas et al., 2005).

Discusión

Esta investigación indicó que en el suelo rizosférico de *Agave angustifolia* y de *A. karwinskii* de los Valles Cen-

trales y Sierra Sur de Oaxaca, México, hay una riqueza de especies aún no conocida como ocurrió con Acaulospora minuta (Fig. 1), A. papillosa (Fig. 2), A. reducta (Fig. 3) y Paraglomus bolivianum (Fig. 4) que solo se habían registrado en África (A. minuta) o Suramérica (Bolivia y Brasil) (Oehl y Sieverding, 2004; Oehl et al., 2011; Aragão de Mello et al., 2013; Pereira et al., 2015, 2016). Lo anterior sugería que tenían una distribución restringida. Estas especies de HMA representan cuatro nuevos registros para México, puesto que no habían sido reportadas con anterioridad en ecosistemas naturales ni en agro-ecosistemas mexicanos (Violi et al., 2008; Alarcón et al., 2012; Méndez-Cortés et al., 2012; Montaño et al., 2012; Chimal-Sánchez et al., 2015, 2016; Posada et al., 2016; Álvarez et al., 2017; Carballar-Hernández et al., 2017; Varela-Fregoso et al., 2017); sobre todo en agaves mezcaleros de Oaxaca (Carballar-Hernández, 2009; Carballar-Hernández et al., 2013) o de otros estados del país (Ochoa-Meza et al., 2009; Trinidad-Cruz et al., 2017). Así, en México ahora se contabilizan 148 especies de hongos formadores de micorriza arbuscular, riqueza que representa casi 50% de los HMA formalmente descritos mundialmente (Schüβler, 2017). Es conveniente señalar que en México aún son escasos los trabajos que cuentan con una descripción taxonómica como la presentada en este estudio, así como respaldos de herbario que permitan estudios posteriores relacionados con su diversidad, distribución, taxonomía, tipos de hospederos y condiciones edáficas específicas para su desarrollo, entre otras. Finalmente, la interacción de los HMA con los agaves que se usan en la producción del mezcal, como A. angustifolia y A. karwinskii, puede ser de gran utilidad para preservar, propagar y conservar este recurso vegetal de lento crecimiento, establecidos en suelos con regímenes hídricos secos y baja disponibilidad de fósforo (Cuadro 1), sumado a que los agaves están amenazados por su comercialización y explotación de los ecosistemas naturales sin un plan de manejo a corto y largo plazo; por lo que el uso de inoculantes micorrízicos podría ser una opción viable en la producción de agaves mezcaleros.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

NVP e IRJ conformaron la idea y el diseño experimental. Todos los autores, a excepción de LVF, salieron a campo para la recolecta de las muestras de suelo. JYSC y ECHS extrajeron las esporas de los HMA del suelo. IRJ y JYSC establecieron las macetas de propagación e hicieron los análisis del suelo. ECHS y LVF realizaron la determinación taxonómica de los HMA y tomaron las fotografías. ECHS ilustró las leyendas de las esporas de HMA con la correspondiente nomenclatura. ECHS e IRJ escribieron el artículo en donde todos los autores contribuyeron a la conformación de resultados, discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

AGRADECIMIENTOS

A Genaro Sierra de Ejutla, Misael Ramírez de Tlacolula, a Celina y Miguel Pérez de Miahuatlán por su apoyo en la recolecta en campo. Así como a Rosalva García Sánchez (FES-UNAM), Aniceto Mendoza Ruiz y Blanca Pérez García (UAM-IZ) por su apoyo con el equipo de microscopía con que se obtuvieron las microfotografías de los HMA. A los revisores y editora Marie-Stéphanie Samain que, con sus comentarios y correcciones acertadas, ayudaron a mejorar la información presentada en el presente artículo.

LITERATURA CITADA

Alarcón, A., L. V. Hernández-Cuevas, R. Ferrera-Cerrato y A. Franco-Ramírez. 2012. Diversity and applications of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexico. Journal of Biofertilizers and Biopesticides 3(1): 115. DOI: https://dx.doi.org/10.4172/2155-6202.1000115

Álvarez-Sánchez, F. J., I. Sánchez-Gallen, L. V. Hernández-Cuevas, L. Hernández-Oro y P. Meli. 2017. Diversidad, abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México. Scientia Fungorum 45: 37-51.

Aragão de Mello, C. M., G. Alves da Silva, D. M. Azevedo de Assis, J. Souza de Pontes, A. C. de Almeida Ferreira, M. P. Carneiro Leão, H. E. Evangelista Vieira, L. Costa Maia y F. Oehl. 2013. *Paraglomus pernambucanum* sp. nov. and



- *Paraglomus bolivianum* comb. nov., and biogeographic distribution of *Paraglomus* and *Pacispora*. Journal of Applied Botany and Food Quality 86: 113-125.
- Blaszkowski, J. 2017. Taxonomy of arbuscular fungi. http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/Taxonomy.html (consultado diciembre de 2017).
- Błaszkowski, J., G. M. Kovács, B. K. Gáspár, T. K. Balázs, F. Buscot y P. Ryszka. 2012. The arbuscular mycorrhizal *Paraglomus majewskii* sp. nov. represents a distinct basal lineage in Glomeromycota. Mycologia 104(1): 148-156. DOI: https://dx.doi.org/10.3852/10-430
- Camargo-Ricalde, S. L., S. S. Dhillion y C. Jiménez-González. 2003. Mycorrhizal perennials of the "matorral xerófilo" and the "selva baja caducifolia" communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. Mycorrhiza 13(2): 77-83. DOI: https://dx.doi.org/10.1007/s00572-002-0203-8
- Carballar-Hernández, S. 2009. Variación temporal de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en especies silvestres de *Agave* en Oaxaca. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Instituto Politécnico Nacional (IPN). Oaxaca, México. 72 pp.
- Carballar-Hernández, S., F. J. Palma-Cruz, L. V. Hernández-Cuevas y C. Robles. 2013. Arbuscular mycorrhizal potential and mycorrhizal fungi diversity associated with *Agave potatorum* Zucc. in Oaxaca, Mexico. Ecological Research 28(2): 217-226. DOI: https://dx.doi. org/10.1007/s11284-012-1008-7
- Carballar-Hernández, S., L. V. Hernández-Cuevas, N. M. Montaño, J. Larsen, R. Ferrera-Cerrato, O. R. Taboada-Gaytán, A. M. Montiel-González y A. Alarcón. 2017. Native communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Capsicum annuum* L. respond to soil properties and agronomic management under field conditions. Agriculture, Ecosystems and Environment 245: 43-51. DOI: https://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.004
- Chimal-Sánchez, E., R. García-Sánchez y L. V. Hernández-Cuevas. 2015. Gran riqueza de hongos micorrizógenos

- arbusculares en el Valle del Mezquital, Hidalgo, México. Revista Mexicana de Micología 41: 15-26.
- Chimal-Sánchez, E., N. M. Montaño, S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y L. V. Hernández-Cuevas. 2016. Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. Revista Mexicana de Biodiversidad 87(1): 242-247. DOI: https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.024
- García-Mendoza, A. J., M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas. 2004. Biodiversidad de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza (FOCN) y World Wildlife Fund (WWF). Cd. Mx., México. 609 pp.
- García-Sánchez, R., A. Monroy-Ata y E. Chimal-Sánchez. 2008. Hongos micorrizógenos arbusculares asociados a diferentes plantas y matorrales del Valle del Mezquital, Hidalgo, México. In: Montaño, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy-Ata (eds.). Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa, S.A. de C.V., Instituto Nacional de Ecología (INE), Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAM-IZ)-Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza-Universidad Nacional Autónoma de México (FES-UNAM). Cd. Mx., México. Pp. 123-136.
- Gerdemann, W. J. y H. T. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. Transactions of the British Mycological Society 46: 235-244. DOI: https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0
- Hernández-Morales, J. L., C. López-Sánchez y F. J. Palma-Cruz. 2014. Caracterización morfológica de micorriza arbuscular asociada a *Agave potatorum* Zucc. con potencial de uso agronómico. Revista Mexicana de Agroecosistemas 1(2): 82-93.
- Holmgren, P. K., H. N. Holmgren y C. L. Barnett 1990. Index herbarorium. Part I. The herbaria of the world. 8^a ed. International Association for Plant Taxonomy and New York Botanical Garden. New York, USA.
- INEGI. 2010. Compendios de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Oaxaca.

- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- INVAM. 2017. Species descriptions from reference cultures. International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM). https://invam.wvu.edu/ (consultado diciembre de 2017).
- Jackson, L. M. 1976. Análisis químico de suelos. Ed. Omega. Barcelona, España. 662 pp.
- Kaonongbua, W., J. B. Morton y J. D. Bever. 2010. Taxonomic revision transferring species in *Kuklospora* to *Acaulospora* (Glomeromycota) and a description of *Acaulospora colliculosa* sp. nov. from field collected spores. Mycologia 102(6): 1497-1509. DOI: https://dx.doi.org/10.3852/10-011
- Méndez Cortés, H., J. G. Marmolejo Monsivais, V. Olalde Portugal, C. M. Cantú Ayala y L. Varela Fregoso. 2012. Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. Revista Mexicana de Micología 36: 49-56.
- Montaño, N. M., S. L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez y A. Monroy-Ata. 2008. Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Mundi-Prensa, S.A de C.V., Instituto Nacional de Ecología (INE), Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa(UAMIZ), Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza-Universidad Nacional Autónoma de México (FES-UNAM). Cd. Mx., México. Pp. 266.
- Montaño, N. M., A. Alarcón, S. L. Camargo-Ricalde, L. V. Hernández-Cuevas, J. Álvarez-Sánchez, M. C. González-Chávez, M. Gavito, I. Sánchez-Gallen, J. Ramos-Zapata, P. Guadarrama, I. E. Maldonado-Mendoza, S. Castillo-Argüero, R. García-Sánchez, D. Trejo y R. Ferrera-Cerrato. 2012. Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. Symbiosis 57(3): 111-126. DOI: https://doi.org/10.1007/s13199-012-0184-0
- Novas, V. M., S. Fracchia, A. Menéndez, D. Cabral y A. Godeas. 2005. *Glomus patagonicum* sp. nov. (Glomerales), a new arbuscular mycorrhizal fungus from Argentina. Nova Hedwigia 80(3): 533-540. DOI: https://doi.org/10.1127/0029-5035/2005/0080-0533

- Ochoa-Meza, A., M. Esqueda, R. Fernández-Valle y R. Herrera-Peraza. 2009. Variación estacional de hongos micorrízicos arbusculares asociados con *Agave angustifolia* Haw. en la Sierra Sonorense, México. Revista Fitotecnia Mexicana 32(3): 189-199.
- Oehl, F. y E. Sieverding. 2004. *Pacispora*, a new vesicular arbuscular mycorrhizal fungal genus in the Glomeromycetes. Journal of Applied Botany 78: 72-82.
- Oehl, F., V. M. Santos y J. Palenzuela. 2016. *Paraglomus turpe*, a new arbuscular mycorrhizal fungal species from Central European agricultural soils. Nova Hedwigia 103(3): 491-499. DOI: https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0367
- Oehl, F., J. Palenzuela, I. Sánchez-Castro, P. Kuss, E. Sieverding y G. Alves da Silva. 2012. *Acaulospora nivalis*, a new fungus in the Glomeromycetes, characteristic for high alpine and nival altitudes of the Swiss Alps. Nova Hedwigia 95(1): 105-122. DOI: https://doi.org/10.1127/0029-5035/2012/0038
- Oehl, F., J. Palenzuela, I. Sánchez-Castro, F. Hountondji, A. Tchabi, L. Lawouin, J. M. Barea, D. Coyne y A. G. Silva. 2011. *Acaulospora minuta*, a new arbuscular mycorrhizal fungal species from sub-Saharan savannas of West Africa. Journal of Applied Botany and Food Quality 84: 213-218.
- Olsen S. R., C. V. Cole, F. S. Watanabe y L. A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDACirc 939. US Government Printing Office. Washington D.C., USA. 19 pp.
- Palenzuela, J., C. Azcón-Aguilar, J. M. Barea, G. Alves da Silva y F. Oehl. 2013. *Acaulospora pustulata y Acaulospora tortuosa*, two new species in the Glomeromycota from Sierra Nevada National Park (southern Spain). Nova Hedwigia 97(3): 305-319. DOI: https://doi.org/10.1127/0029-5035/2013/0129
- Pereira, C. M. R., B. T. Goto, D. K. Alves da Silva, A. C. Almeida de Ferreira, F. Adriano de Souza, G. Alves da Silva, L. C. Maia y F. Oehl. 2015. *Acaulospora reducta* sp. nov. and *A. excavata*-two glomeromycotan fungi with pitted spores from Brazil. Mycotaxon 130(4): 983-995. DOI: https://dx.doi.org/10.5248/130.983



- Pereira, C. M. R., L. C. Maia, I. Sánchez-Castro, J. Palenzuela, D. K. A. Silva, R. Sudová, Z. Sýrorová, J. Rydlová, M. *Čtvrtlíková*, B. T. Goto, G. Alves da Silva y F. Oehl. 2016. *Acaulospora papillosa*, a new mycorrhizal fungus from NE Brazil, and *Acaulospora rugosa* from Norway. Phytotaxa 260(1): 014-024. DOI: https://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.260.1.2
- Posada, R. H., M. Sánchez de Prager, G. Heredia-Abarca y E. Sieverding. 2016. Effects of soil physical and chemical parameters, and farm management practices on arbuscular mycorrhizal fungi communities and diversities in coffee plantations in Colombia and Mexico. Agroforestry Systems 92(2): 555-574. DOI: https://doi.org/10.1007/s10457-016-0030-0
- Robles-Martínez, M. L., C. Robles, F. Rivera-Becerril, P. Ortega-Larrocea y L. Pliego-Marín. 2013. Inoculación con consorcios nativos de hongos de Micorriza arbuscular en *Agave angustifolia* Haw. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 6: 1231-1240.
- Schüβler, A. 2017. Glomeromycota: species list. http://www.amf-phylogeny.com/ (consultado diciembre de 2017).
- Stutz, J. C. y J. B. Morton. 1996. Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular endomycorrhizal fungi in arid ecosystems. Canadian Journal of Botany 74(12): 1883-1889. DOI: https://doi.org/10.1139/b96-225
- Trinidad-Cruz, J. R., E. E. Quiñones-Aguilar, L. V. Hernández-Cuevas, L. López-Pérez y G. Rincón-Enríquez. 2017. Hongos micorrízicos arbusculares asociados a la rizosfera

- de *Agave cupreata* en regiones mezcaleras del estado de Michoacán, México. Scientia Fungorum 45: 13-25.
- Van Reeuwijk, L. P. 1999. Procedimientos para análisis de suelos (clasificación y correlación). In: Gutiérrez-Castorena, M. C., C. A. Taveres-Espinoza y C. A. Ortiz-Solorio (traductores). Traducción al español. Especialidad de Edafología, Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 145 pp.
- Varela-Fregoso, L., A. Mora-Velázquez, C. G. Chávez-Hernández, A. Martínez-Bernal, R. García-Sánchez, E. Chimal-Sánchez y N. M. Montaño. 2017. *Acaulospora alpina y Ambispora fennica*, dos registros nuevos de hongos micorrizógenos arbusculares para México. Revista Mexicana de Biodiversidad 88(3): 496-501. DOI: https://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.06.005
- Vázquez-Pérez, N. 2015. Variación morfológica y genética de *Agave karwinskii* (Agavaceae) en los estados de Oaxaca y Puebla. Tesis de maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 81 pp.
- Violi, A. H., A. F. Barrientos-Priego, S. F. Wright, E. Escamilla-Prado, J. B. Morton, J. A. Menge y C. J. Lovatt. 2008. Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. Forest Ecology and Management 254(2): 276-290. DOI: https://dx.doi.org/10.1016/j. foreco.2007.08.016



Árboles útiles del bosque tropical caducifolio secundario en la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, México

Useful trees of the secondary deciduous tropical forest in Villa Allende Forest Reserve, Chiapas, Mexico

Luis Alfredo Rodríguez Larramendi¹ D, María Silvia Sánchez Cortés² D, Mercedes Concepción Gordillo Ruiz^{3,4} D

- 1 Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Coordinación de la Facultad de Ingeniería, Sede Villa Corzo, ejido Monterrey km 3, 30527 Villa Corzo, Chiapas, México.
- 2 Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Instituto de Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- 3 Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Facultad de Ingeniería, Libramiento Norte Poniente 1150, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- 4 Autor para la correspondencia: marip_10@yahoo.mx

Recibido: 16 de marzo de 2018. Revisado: 11 de abril de 2018. Aceptado: 7 de junio de 2018. Primero en línea: 16 de agosto de 2018. Publicado: 3 de octubre de 2018.

Citar como:

Rodríguez Larramendi, L. A., M. S. Sánchez Cortés y M. C. Gordillo Ruiz. 2018. Árboles útiles del bosque tropical caducifolio secundario en la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, México. Acta Botanica Mexicana 125: 189-214. DOI: 10.21829/abm125.2018.1359

DOI: 10.21829/abm125.2018.1359

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: El bosque tropical caducifolio (BTC) destaca por su valor utilitario, pero la información sobre el uso de las plantas por la población mestiza es limitada. Este estudio describe el valor de uso e importancia ecológica de las especies arbóreas nativas del BTC secundario cercano a comunidades campesinas en la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, México.

Métodos: La información etnobotánica se obtuvo por la técnica de lista libre y se complementó con un inventario florístico a través del método de parcelas. Se calculó el índice de valor de uso como medida de la importancia cultural y se relacionó con la importancia ecológica de cada especie útil, usando valores relativos de frecuencia, densidad y dominancia.

Resultados clave: Se registraron 103 especies útiles de angiospermas, 77% de ellas son de uso múltiple y corresponden a 10 categorías de uso, siendo los más destacados: combustible (73), postes (68) y construcción (63). *Eysenhardtia adenostylis* (1.36) y *Acacia pennatula* (1.29) fueron las especies con el valor de uso más alto, aunque la mayoría (84%) registró bajos valores de uso (\le 0.3). Asimismo, las especies con mayor valor de uso poseen bajos valores de importancia ecológica (IVI \le 0.69). El valor de uso por especie no se relacionó con el valor de importancia ecológica, excepto porque la dominancia del bosque de 19 años de abandono se correlacionó positivamente con el valor de uso (r_s =0.30, P=0.04) y la relación significativa entre la densidad con el valor de uso ornamental (r_s =0.41, P=0.03). Con base en el valor de uso se recomendaron nueve especies potenciales para conservación y restauración del BTC en la zona estudiada.

Conclusiones: El BTC secundario en la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, provee de especies arbóreas útiles para satisfacer las necesidades básicas de las comunidades, aunque la importancia cultural de éstas no depende de su importancia ecológica.

Palabras clave: área natural protegida, bosque secundario, comunidades mestizas, conocimiento tradicional, importancia ecológica, valor de uso.

ABSTRACT:

Background and Aims: The tropical deciduous forest (TDF) stands out for its utilitarian value, although the information related to the use of plants by mestizo communities is limited. This research describes the use value and the ecological importance of native TDF secondary tree species near peasant communities in Villa Allende Forest Reserve, Chiapas, Mexico.

Methods: The ethnobotanical information was obtained via the free list technique complemented with a floristic inventory through the method of plots. The use value index was calculated as a measure of cultural importance and it was related to the ecological importance value of each useful species, using relative values of frequency, density and dominance.

Key results: one hundred three useful angiosperm species were found, 77% of them are of multiple use and correspond to 10 categories in use, being the most remarkable: fuel (73), poles (68) and construction (63). *Eysenhardtia adenostylis* (1.36) and *Acacia pennatula* (1.29) were the species with the highest use value, although the majority (84%) registered low use values (\leq 0.3). Likewise, the species with the highest use value have low values of ecological importance (IVI \leq 0.69). The use value per species was not related to the ecological importance value, except the dominance associated with the forest of 19 years of abandonment that correlated positively with the use value (r_s =0.30, P=0.04) and the significant correlation between density and value of ornamental use (r_s =0.41, P=0.03). Based on use value, nine potential species were recommended for conservation and restoration of TDF in the study area.

Conclusions: The secondary TDF in Villa Allende Forest Reserve, Chiapas, provides useful tree species to satisfy the basic needs of the communities, although the cultural importance of these does not depend on its ecological importance.

Key words: ecological importance, mestizo communities, protected natural area, secondary forest, traditional knowledge, use value.

Introducción

El bosque tropical seco (BTS) destaca a nivel mundial por la riqueza biológica y el elevado número de endemismos que resguarda (Janzen, 1988). También se reconoce como un importante proveedor de recursos tangibles o materias primas (frutos, medicinas, leña, resinas, madera y combustibles) fundamentales en los medios de subsistencia de millones de personas alrededor del mundo (Salafsky y Wollenberg, 2000; Balvanera et al., 2011; Hickey et al., 2016). A pesar de su amplia distribución en América, África y Asia (aproximadamente 1,048,700 km²) (Miles et al., 2006), cerca de 97% de su superficie está en grave riesgo debido a diferentes actividades humanas (Murphy y Lugo, 1995; Miles et al., 2006; Holz y Placci, 2008), de forma que se le considera un ecosistema terrestre críticamente amenazado (Janzen, 1988; Vieira y Scariot, 2006; Quesada et al., 2009). La fragmentación, degradación y eliminación del bosque afecta las formas en que los seres humanos se interrelacionan con este ecosistema (Maffi, 2005; Díaz et al., 2006). Por lo tanto, la comprensión de estas relaciones puede contribuir en el diseño e implementación de estrategias de conservación de los bosques secos (Berkes et al., 2000).

La relación entre las personas y los bosques se ha analizado desde diferentes enfoques; no obstante, en las últimas dos décadas se ha incrementado el interés científico por estimar el significado o valor de uso de los bosques con el objetivo de identificar especies relevantes que muestren la interacción dinámica entre las personas y las plantas (Reyes-García et al., 2006). Entre los diversos trabajos se encuentran aquellos bajo un enfoque cultural, que consideran aspectos como los usos, propiedades utilitarias y preferencias de uso (Turner, 1988; Garibaldi y Turner, 2004) y otros con enfoque ecológico (Phillips y Gentry, 1993) que describen la importancia de las especies usadas a partir de la frecuencia de mención de las ecológicamente dominantes, en concordancia con la hipótesis de la apariencia ecológica (sensu Feeny, 1976). En este aspecto, las evidencias empíricas en el contexto del BTS, muestran que la relación entre el uso local de las especies y su importancia ecológica (representada por parámetros estructurales) (Albuquerque y Lucena, 2005) es parcial y no siempre sigue un mismo patrón. Por ejemplo, Lucena et al. (2012) reportaron una correlación positiva entre la dominancia relativa y valor de uso de plantas leñosas (≥3 cm de DAP) utilizadas en la construcción rural en la comunidad de Cachoeira, y una correlación positiva entre el valor de uso general con el área basal y la dominancia relativa en la comunidad de Barrocas, ambas en la región de Catinga al noroeste de Brasil. Por su parte, Maldonado et al. (2013) encontraron una relación positiva entre el valor de uso de las especies leñosas (>1 cm de DAP) y el valor de importancia ecológica (densidad y dominancia) de las plantas medicinales y alimenticias de las localidades indígenas y mestizas en la cuenca del Río Balsas, México. Por lo tanto, en términos de la conservación de la biodiversidad del BTS, es necesario identificar la posible forma en que la importancia ecológica de las especies del bosque se vincula con el uso local. Ambos aspectos pueden no solo ayudar a comprender los actuales patrones de uso, sino que también permitirían apoyar acciones de restauración y conservación.

Particularmente México posee una amplia variedad de bosques secos, propios de las regiones cálidas, agrupados bajo la denominación de bosque tropical caducifolio (BTC, sensu Rzedowski, 1978). La riqueza biológica que resguarda el BTC (Trejo y Dirzo, 2002) se suma a la riqueza cultural presentada en diversos estudios etnobotánicos que documentan la relación biocultural de cerca de la mitad de los grupos étnicos del país, quienes por largo tiempo han aprovechado ampliamente los productos del BTC, principalmente para la obtención de materiales de construcción, medicinas y combustibles (Bye, 1995; Zárate, 1999; Balvanera y Maass, 2010). Lamentablemente, en México la superficie del BTC se ha reducido dramáticamente, pasando de 35 millones de hectáreas de bosque en condición primaria en 2002 a 7.93 millones en 2008 (INEGI, 2003). Debido a esta situación, se trata del ecosistema con el mayor peligro de desaparecer a causa de la extensión de la frontera agropecuaria y la urbanización (Challenger y Soberón, 2008). En este mismo escenario de degradación se encuentra el BTC de la Reserva



Forestal Villa Allende, localizado al centro de la región fisiográfica de la Depresión Central de Chiapas (Mulleried, 1951). La reserva fue decretada en 1939, para proteger la cobertura forestal del centro del estado de Chiapas (Vargas et al., 2000), pero actualmente está conformada por un mosaico de tierras agrícolas, centros de población, vegetación secundaria y remanentes de bosque primario en zonas de poca accesibilidad (Huerta García et al., 2016). Aunque en el área persiste menos de 2% del BTC en condición primaria (Ceballos et al., 2010; Vaca et al., 2012), en términos florísticos la región es valiosa debido a que registra una alta diversidad beta (Rocha-Loredo et al., 2010) y sirve de hábitat a diversas especies endémicas y protegidas por la legislación mexicana (Espinosa-Jiménez et al., 2014). Además, en el aspecto cultural, desde la época prehispánica, los Zoques han sido habitantes del BTC, aunque a partir de la colonia fueron reubicados en distintas ocasiones. En la actualidad se localizan en 12 municipios de Chiapas, y en particular en tres de ellos se registra su relación con el BTC. Este es el caso de algunas localidades de Tuxtla Gutiérrez, Ocozocoautla y Copainalá (Lisbona, 2006; Cruz-Burguete y Almazán-Esquivel, 2008), que, aunque son de origen Zoque, ya en ninguna se habla su lengua y domina la población mestiza. Existen estudios etnobotánicos cualitativos que describen el uso tradicional de más de 320 especies de plantas por parte de las comunidades Zoques (no hablantes) de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (Isidro, 1997; Isidro y Farrera, 1999). Para la Reserva Villa Allende la información sobre el uso de las plantas en las comunidades mestizas es limitada (Isidro et al., 2006; Sánchez, 2014; Pérez-Muñoz, 2017) y en ningún estudio se comparan los patrones de uso con datos ecológicos provenientes de inventarios de campo.

Por lo antes expuesto, la presente investigación tuvo como objetivo describir el valor de uso de las especies arbóreas nativas que crecen en el bosque secundario de la reserva, y conocer la importancia ecológica representada por parámetros estructurales en las formas de aprovechar las especies con base en el valor de uso, para de esta manera recomendar especies con potencial para la conservación y restauración del BTC en el área

protegida de Villa Allende. La hipótesis planteada se refiere a corroborar que la importancia ecológica de las especies arbóreas se correlaciona positivamente con su valor de uso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en las comunidades de Berriozábal, Plan de Ayala y Viva Cárdenas, las cuales se localizan en la porción suroeste de la Reserva Forestal Villa Allende entre los paralelos 16°47'N, 93°12'O, 16°48'S, 91°11'E (Fig. 1). El clima predominante es cálido con temperatura media cercana a 26 °C y precipitación promedio anual de 955.8 mm (López, 2006). El bosque tropical caducifolio secundario es la vegetación dominante en la zona, pero suele formar transiciones con bosque de encino y bosque tropical subcaducifolio (Espinosa-Jiménez et al., 2014). El bosque secundario generalmente se desarrolla entre los 500 y 1000 metros de altitud (INEGI, 1999), en suelos de tipo litosol (INEGI, 2000) y presenta elementos característicos del BTC, como Bursera Jacq. ex L. y Ficus L. (Rzedowski, 2006). No obstante, la composición y la estructura varían ampliamente dependiendo de la edad sucesional y del tipo de perturbación a la cual se encuentra sometida (Gordillo-Ruiz et al., datos no publicados).

Descripción de las comunidades de estudio

Las comunidades seleccionadas (Berriozábal, Plan de Ayala y Viva Cárdenas) poseen una tenencia de la tierra de régimen ejidal y en conjunto mantienen la zona boscosa más grande del BTC secundario de la Reserva Villa Allende, por lo que tienen un papel relevante para la conservación del bosque.

Berriozábal tiene una extensión de 4916.79 ha y se localiza entre 16°48'N, 93°16'O, a una altitud de 900 m. La mayor parte de la superficie ejidal (1925.29 ha) está destinada al uso agropecuario, 1338.03 ha corresponden a bosque secundario, 423.97 ha a bosque ripario y 1229.5 ha son parte de la zona urbana de la cabecera municipal Berriozábal.

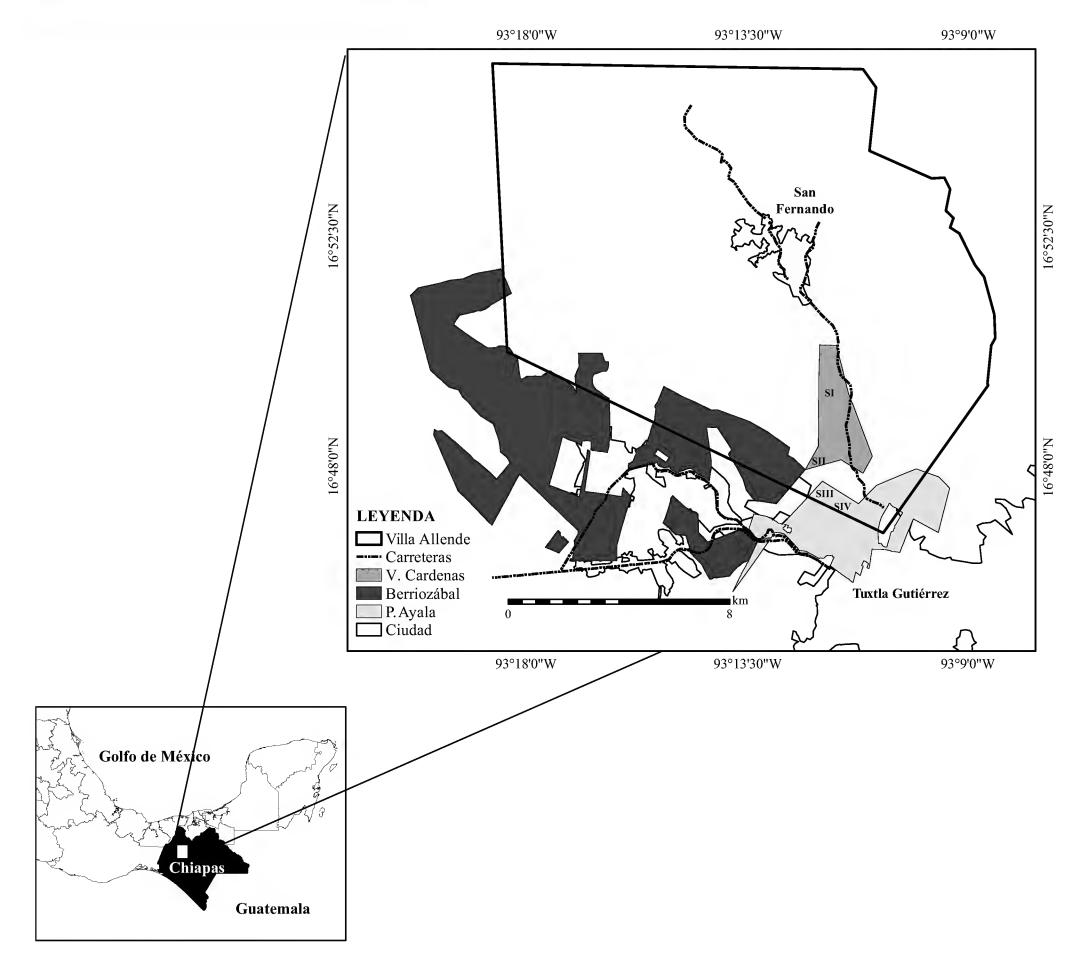


Figura 1: Localización de las comunidades de estudio en la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, México, y los sitios de muestreo en campo (S).

Plan de Ayala está dentro del área urbana de la ciudad de Tuxtla Gutiérrez (capital del estado de Chiapas), entre 16°45'N, 93°10'O, a una altitud de 594 m. Posee una superficie ejidal de 1034.03 ha, distribuidas en 199.18 ha de uso agrícola, 648.8 ha de bosque secundario y 236.05 ha de zona urbana.

A diez kilómetros de Plan de Ayala se localiza Viva Cárdenas, del municipio San Fernando, entre 16°50'N, 93°11'O, a una altitud de 837 m. Tiene una superficie de

565.6 ha, 261.54 ha destinadas a cultivos, 216.42 ha a bosque secundario y 87.54 ha a la zona urbana. Básicamente, en todos los ejidos, el bosque secundario se localiza dentro del área de uso común.

De acuerdo con INEGI (2010), Berriozábal posee una población de 28,128 habitantes (14,027 hombres y 14,101 mujeres), Plan de Ayala de 9045 (4567 hombres y 4478 mujeres) y Viva Cárdenas de 1431 (712 hombres y 719 mujeres). En términos agrarios, Berriozábal está inte-



grado por 600 ejidatarios, pero solo 20% de los que se dedican a las actividades de campo poseen terrenos agrícolas. Plan de Ayala posee una agrupación de 138 ejidatarios, de los cuales solo 30% tienen parcelas agrícolas en el distrito de riego denominado San Agustín. En Viva Cárdenas existen 45 ejidatarios, pero solo 23 conservan terrenos agrícolas. En todas las localidades, los cultivos están contiguos a la zona de distribución del BTC secundario. El resto de la población ejidal mantiene sus derechos debido a que aún conservan zonas de uso común, que a excepción de Viva Cárdenas, que posee un banco de arena, se trata de terrenos forestales. El 90% de la población ejidal es nativa. A excepción de Berriozábal, cuya población campesina combina actividades agrícolas y ganaderas, las otras dos comunidades se dedican al cultivo de maíz, frijol, café y frutales. Sin embargo, la venta de los productos agrícolas junto con actividades de servicios (p. ej. jornaleros, comerciantes o albañiles) constituyen sus principales ingresos.

Inventario de las especies arbóreas

Se seleccionaron cuatro sitios de bosque secundario, con características homogéneas de suelo, derivado del abandono de potreros de las distintas edades indicadas por los campesinos a través de entrevistas, y corroboradas con recorridos de campo, y con el apoyo de fotografías aéreas e imágenes satelitales en Google Earth.

El sitio I es un bosque con un tiempo de abandono de 10 años mezclado con elementos de la vegetación original característica del bosque tropical caducifolio, situado en el límite del área urbana de Viva Cárdenas. Los sitios II (19 años de abandono), III (35 años) y IV (>40 años) se ubican en el remanente de bosque secundario más grande (2105.9 ha) dentro de la Reserva Villa Allende, en una zona de lomeríos que abarca los límites de los tres ejidos (Fig. 1). De 2014 a 2016, en cada sitio se establecieron parcelas de muestreo de la vegetación (20 × 50 cm, 0.1 ha), cinco en I, siete en II y III, y tres en IV. La diferencia en el número de parcelas obedeció a que sitios con 10 y >40 años de abandono son una condición reducida en el área de estudio. Las parcelas se distribuyeron en zonas entre 800 a 1000 m de altitud, con suelos tipo litosol y pendientes ligeras.

De acuerdo con la propuesta de Kalacska et al. (2004), en cada parcela se identificó y midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los individuos arbóreos de ≤1.30 m de altura y con DAP≥5 cm. Las especies que no fueron identificadas en campo fueron colectadas y determinadas mediante el uso de claves especializadas y por comparación con ejemplares de las colecciones de los herbarios HEM (Eizi Matuda del Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas) y CHIP (Herbario de la Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural); una serie de ejemplares recolectados se depositó en estos herbarios. Las familias se ordenaron según la clasificación de Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016). Los nombres y las abreviaciones de las autoridades de los taxones se citaron siguiendo The International Plant Names Index (IPNI, 2012).

A partir del inventario de árboles se estimó la densidad, el área basal (dominancia) y la frecuencia de cada especie. Con estos valores se calculó el valor de importancia ecológica por especie, empleando la fórmula propuesta por Mueller-Dombois y Ellenberg (2002):

IVI=dominancia relativa + densidad relativa + frecuencia relativa/3.

Valor de uso

Los ejidatarios son los habitantes que poseen los derechos legales de los terrenos (agrícolas y forestales), y se consideran actores fundamentales de la historia, conocimiento, uso y destino de los recursos naturales en el núcleo ejidal (Salazar, 2000). Por ello, de octubre de 2014 a septiembre de 2017 se entrevistaron 111 personas con derechos ejidales señalados por los mismos campesinos como conocedores y usuarios de los árboles del ecosistema de estudio (Goodman, 1961; Moreno-Casasola y Paradowska, 2009). En el cuadro 1 se describe el perfil socioeconómico de los entrevistados en las comunidades estudiadas. La eficiencia en la colecta de los datos etnobotánicos se estimó a partir de una curva de acumulación de especies usando los estimadores no paramétricos de Chao 2, ICE, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap (Williams et al., 2007). Para reco-

Cuadro 1: Número, sexo, edad promedio (entre paréntesis la desviación estándar) y ocupación (agricultura (A), ganadería (G), servicios (SR) y agricultura o ganadería (A/G)) de los participantes en las entrevistas etnobotánicas en las comunidades Berriozábal, Plan de Ayala y Viva Cárdenas. *Valores absolutos.

Localidad	Número de e	entrevistados	Edad promedio			Ocupaciówn					
	Hombres	Mujeres	Hombres	Mujeres	A	A+G	A/G+SR	G	SR		
Berriozábal	50	1	62.2 (10.8)	60.0 (0.0)*	25	7	15	3	1		
Plan de Ayala	29	4	69.0 (11.3)	52.75 (14.9)	18	1	12	0	2		
Viva Cárdenas	26	1	63.3 (12.8)	58.0 (0.0)*	21	0	4	0	2		

pilar la información etnobotánica durante la entrevista se aplicó la técnica de lista libre (Reyes-García et al., 2006). En la primera parte de la entrevista se recabaron los datos personales de los entrevistados (nombre, edad, origen migratorio y actividad económica) y en la segunda parte se registró la lista de los árboles presentes en la comunidad y los usos atribuidos a cada uno.

La información de los usos locales de las especies se organizó en las siguientes categorías de uso: a) combustible (leña con fines domésticos e industriales), b) alimenticias (comestibles frecuentemente de productos tradicionales), c) medicinales (tratamiento de afectaciones a la salud con base en una modificación hecha a la Clasificación Internacional de las Enfermedades del Manual de la Clasificación Estadística Internacional de Enfermedades y Causas de Defunción (OPS, 1995) y la medicina tradicional (INI, 1994), d) maderable (elaboración de muebles, carretas, herramientas de trabajo, utensilios domésticos, entre otros), e) construcción (elaboración de partes de la vivienda rural), f) cerco vivo (aprovechadas con la finalidad de cercar sus huertos familiares y terrenos de cultivo), g) poste (delimitación de terrenos de uso común del ejido, parcelas agrícolas y potreros), h) forrajeras (alternativa para alimentar ganado en el periodo de estiaje), i) ornamentales (embellecimiento de parques locales y patios de las casas) y j) religioso (festividades religiosas).

A los entrevistados se les mostraron ejemplares botánicos del inventario de campo para confirmar las especies de los registros citados por ellos. No obstante, cuando se presentó discrepancia entre una u otra persona en cuanto al nombre común, o se identificó un nuevo registro citado por los entrevistados pero no colectado en inventario, se realizó la colecta del ejemplar a través de caminatas en compañía del informante que mencionó el nombre local o de personas que demostraron tener mayor conocimiento durante la entrevista.

Análisis de datos

El valor de uso de cada especie a nivel general y de las categorías de uso se estimó a partir de la frecuencia de mención indicada por los entrevistados. Para ello se empleó el índice de valor de uso propuesto por Phillips y Gentry (1993), y modificado por Rossato et al. (1999), usando las siguientes fórmulas:

$$VU=\Sigma Usin^{-1}$$

VU es el valor de uso global para cada especie, donde VU es igual al número de usos mencionados en cada entrevista para la especie *Us* por informante *i*, y *n* el número total de informantes entrevistados en el muestreo.

$$VUc=\Sigma Uci.n^{-1}$$

El VUc es el valor de uso a nivel de categoría, donde Uc representa el número de usos atribuidos a una especie listada dentro de cada categoría de uso por informante i y n el número total de informantes.

Por otra parte, para establecer la posible relación entre la importancia ecológica de las especies arbóreas y el valor



de uso, se emplearon los valores relativos de abundancia, frecuencia, dominancia y el índice valor de importancia. Debido a la falta de normalidad de los datos se optó por realizar un análisis de correlación de Spearman. Las especies registradas en el inventario de campo, pero no usadas por las personas, así como las nombradas pero ausentes en el inventario, no fueron consideradas en el análisis. Las correlaciones se efectuaron considerando los valores de la importancia ecológica general (IVIg) y por condición del bosque (representada por la edad de abandono) comparándose con el valor de uso global a nivel de especie y entre el IVIg con el valor de uso en cada categoría de uso. Los análisis estadísticos se realizaron en el programa R versión 3.1.2. (R Core Team, 2013).

RESULTADOS

Usos de las especies arbóreas

Los entrevistados mencionaron 102 especies útiles de angiospermas, distribuidas en 77 géneros y 37 familias

(Apéndice). La familia Fabaceae reportó el mayor número de especies (29), seguida por Malvaceae y Anacardiaceae con cinco especies cada una. También se nombraron 17 especies de origen exótico, pero éstas no se incluyeron en el análisis debido a que el interés del estudio se centró en las especies nativas. De acuerdo con el análisis de acumulación de especies, el esfuerzo en su registro representó entre 69% (Jackknife 2) y 90% (Bootstrap) de las 132 que se esperaría encontrar (Fig. 2). De forma complementaria, la curva de especies mencionadas una sola vez (singletons) no declinó sobre la curva de especies con dos menciones (doubletons), sugiriendo que aún es posible registrar más especies.

Los taxones registrados se clasificaron en 10 categorías de uso (Cuadro 2). De éstos, 21 especies registraron solo un uso y el resto usos múltiples (Apéndice). Las categorías más importantes en función del número de especies mencionadas fueron: combustible (18.6% de todas las especies útiles), poste (66, 17.0%) y construc-

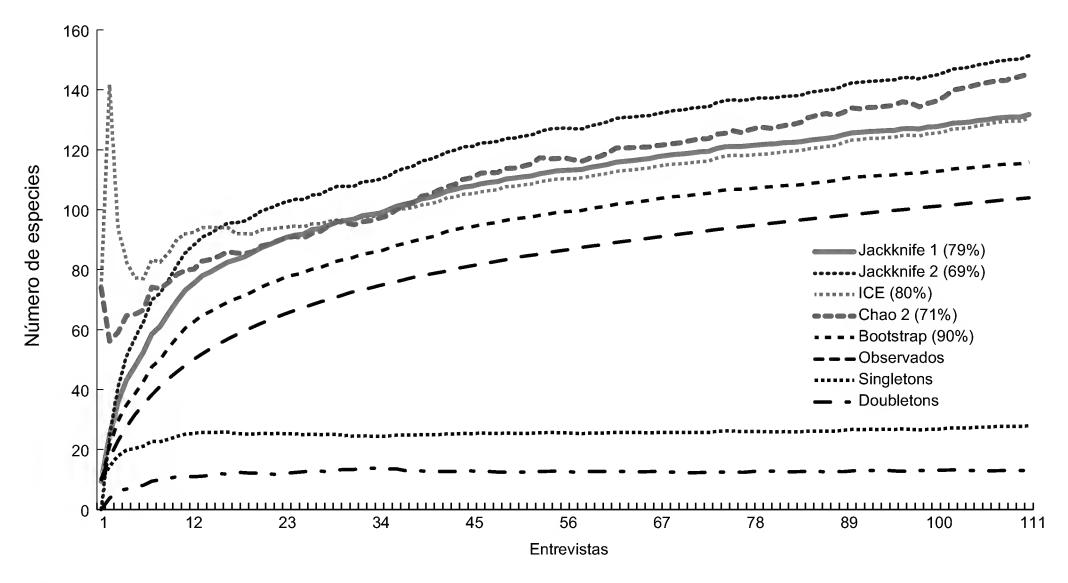


Figura 2: Curva de acumulación de especies mencionadas por los entrevistados en tres comunidades al sur de la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas. Observados: especies mencionadas por los entrevistados; Jackknife 1, Jackknife 2, ICE, Chao 2 y Bootstrap: estimadores no-paramétricos de la riqueza de especies. Singletons: número de especies mencionadas una vez; Doubletons: número de especies mencionadas dos veces. Entre paréntesis se presenta el porcentaje de especies registrado en las 111 entrevistas, respecto de aquel esperado por los estimadores no-paramétricos.

ción rural (63, 16.2%), seguidas por el uso medicinal (43, 11.1%) y maderable (39, 10.1%). Dentro de las categorías de uso evaluadas, algunas (7) registraron subcategorías de uso (22) y usos específicos (78) (Cuadro 3). De las especies arbóreas medicinales 43.4% se emplearon en el tratamiento de problemas gastrointestinales, seguidas de las enfermedades propias del sistema músculo-esquelético (13.2%) y del sistema urinario (10.5%), y en menor proporción aquellas que contribuyen a atenuar problemas relacionados con el sistema circulatorio y respiratorio (7.9% y 6.6% respectivamente). Del total de especies usadas para la construcción rural, la mayor parte de las especies se aprovecharon para obtener horcones (25%), seguidas del uso de morillo (21.7%), solera (16.3%) y tijera (12%); los usos restantes registraron valores menores a 8%. Asimismo, en la categoría de maderables 34.9% de las especies se usaron en la fabricación de muebles del hogar, 33.7% en la elaboración de herramientas de trabajo y 26.7% se aprovecharon en las diferentes partes de la estructura de la carreta y en la fabricación de muebles. De las especies usadas como alimento, 65% fueron apreciadas por sus frutos y en menor medida en la preparación de bebidas y como condimento de platillos típicos (10% en cada caso). El resto de las subcategorías no presentaron amplias diferencias en cuanto al número de especies empleadas en cada uso específico.

Valor de uso y Valor de importancia ecológica

De las especies mencionadas por los entrevistados, 65% fueron registradas en el inventario de campo (Apéndice). De éstas, los valores de uso (VU) más altos los registraron *Eysenhardtia adenostylis* Baill. (1.36) y *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth. (1.29). *Eysenhardtia adenostylis* es una especie reportada en todas las categorías de uso, mientras *A. pennatula* se utilizó en las categorías de construcción rural, combustible, forraje, poste y cerco vivo (Apéndice). Dieciséis especies multipropósito mostraron un valor de uso intermedio (0.34-0.97) y el resto (84.6%) reportó valores menores a 0.3. Las especies con el mayor VU registraron bajos valores de importancia ecológica (IVI=0.27-0.69, Apéndice). Del total de es-

Cuadro 2: Número de especies y proporciones (incluye especies con más de un uso *n*=388 spp.) por categoría de uso en las comunidades de estudio de la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, México.

Categoría de uso	Número de especies	Proporción
Combustible	72	18.6
Poste	66	17.0
Construcción rural	63	16.2
Medicinal	43	11.1
Maderable	39	10.1
Ornamental	30	7.7
Alimento	24	6.2
Cerco vivo	22	5.7
Forrajera	18	4.6
Religioso	11	2.8

pecies con VU intermedio, solo *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Lysiloma acapulcensis* (Kunth) Benth. y *Alvaradoa amorphoides* Liebm. reportaron un IVI alto (≥1). De las especies con VU<0.3, *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Heliocarpus terebinthinaceus* (DC.) Hochr., *Luehea candida* (Moc. & Sessé ex DC.) Mart., *Machaerium arboreum* (Jacq.) Vogel, *Montanoa tomentosa* Cerv., *Perymenium grande* Hemsl. y *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth mostraron altos valores de IVI (1.9-3.4).

Valor de uso por categoría

Veinticuatro especies registraron los valores de uso más altos en las 10 categorías de uso, las cuales fueron empleadas para satisfacer 72 de los 78 usos específicos. En la categoría de combustible destacan las especies *Acacia pennatula* (VUc=0.82), *Leucaena collinsii* Britton & Rose (VUc=0.39) y *Eysenhardtia adenostylis* (VUc=0.30), utilizadas específicamente como leña para uso doméstico. Estas mismas especies, junto con *Colubrina arborescens* Sarg., fueron las más valoradas en la categoría de poste (VUp=0.47, 0.52, 0.64 y 0.38 respectivamente). De igual manera, en la categoría de construcción rural *Eysenhardtia adenostylis* (VUct=0.71), generalmente usada para horcón y solera, seguida de *Colubrina arborescens* (VUct=0.65),



Cuadro 3: Subcategorías y usos específicos dentro de las categorías de uso de las especies arbóreas de tres comunidades de la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas, México. La proporción incluye especies con más de un uso (medicinal=76, alimento=20, maderable=86, combustible=81, construcción=92, religioso=10 y forrajera=25).

Categoría	Sub-categoría	Uso específico	No. Especies	Proporción
Medicinal	Sistema circulatorio	heridas	3	3.9
		anemia	2	2.6
		hemorragia	1	1.3
	Sistema nervioso	dolor de cabeza	2	2.6
	Sistema gastroinstestinal	diarrea	7	9.2
		diabetes	6	7.9
		dolor de estómago	5	6.6
		gastritis	5	6.6
		dolor de muela	2	2.6
		desinflamar vesícula	2	2.6
		estreñimiento	2	2.6
		úlcera	1	1.3
		colitis	1	1.3
		hemorroides	1	1.3
		depurativa	1	1.3
	Sistema músculo-esquelético	inflamación de los órganos	5	6.6
		golpes	3	3.9
		dolor muscular	1	1.3
		dolor de huesos	1	1.3
	Sistema respiratorio	gripa	4	5.3
		tos	1	1.3
	Sistema urinario	cálculos renales	4	5.3
		inflamación de la próstata	4	5.3
	Sistema reproductivo	regular la menstruación	1	1.3
	Sistema linfático	depurativa	2	2.6
	Sistema tegumentario	ampollas	1	1.3
	Infecciones	parásitos	3	3.9
		sarampión	1	1.3
	Enfermedades místicas	mal de aire	3	3.9
		mal de espanto	1	1.3
Alimento	Comestible	frutas	13	65.0
		bebida	2	10.0
		condimento	2	10.0
		Condimento	_	10.0

Cuadro 3: Continuación.

Categoría	Sub-categoría	Uso específico	No. Especies	Proporción
		tamales	1	5.0
		guisado	1	5.0
Maderable	Estructura de carreta	eje	10	11.6
		masa	4	4.7
		larguero	3	3.5
		timón	3	3.5
		rayo	2	2.3
		cercha	1	1.2
	Herramientas domésticas	escoba	1	1.2
	Herramientas de trabajo	yugo	14	16.3
		montura	4	4.7
		cabo de coa	4	4.7
		timón arado	4	4.7
		cabo de hacha	2	2.3
		escalera	1	1.2
	Muebles	mesa	10	11.6
		silla	10	11.6
		cama	6	7.0
		puerta	2	2.3
		esquinero	1	1.2
		colgador	1	1.2
	Otros	canoa	1	1.2
		juguete	1	1.2
		reja	1	1.2
Combustible	Uso doméstico	leña	73	90.1
	Uso industrial	cocimiento de panela	7	8.6
		cocimiento de ladrillo	1	1.2
Construcción rural	Partes de la vivienda	horcón	23	25.0
		morillo	20	21.7
		solera	15	16.3
		tijera	11	12.0
		viga	7	7.6
		corral	5	5.4
		galera	4	4.3
		seto	3	3.3



Cuadro 3: Continuación.

Sub-categoría	Uso específico	No. Especies	Proporción
	regla	2	2.2
	tranca	1	1.1
		1	1.1
Festividades	adorno	4	40.0
	somé	3	30.0
	aromatizante	2	20.0
	árbol de navidad	1	10.0
Forrajera	ganado bovino	18	72.0
	fauna silvestre	7	28.0
	Festividades	regla tranca varilla Festividades adorno somé aromatizante árbol de navidad Forrajera ganado bovino	regla 2 tranca 1 varilla 1 Festividades adorno 4 somé 3 aromatizante 2 árbol de navidad 1 Forrajera ganado bovino 18

Leucaena collinsii (VUct=0.55) y Heliocarpus terebinthinaceus (VUct=0.38), fueron las especies más importantes de esta categoría.

Entre las especies de uso medicinal más significativas se encuentran *Bursera simaruba* (VUmd=0.46), usada principalmente en el tratamiento de enfermedades del sistema gastroinstestinal (diarrea, dolor de estómago, hemoriodes e inflamación de la vesícula) y sistema urinario (inflamación de la próstata y cálculos renales); *Eysenhardtia adenostylis* (VUmd=0.40), usado también en desórdenes digestivos y gástricos como la diarrea y gastritis, así como de enfermedades urinarias antes mencionadas; *Heliocarpus terebinthinaceus* (VUmd=0.29), útil para limpiar hígado y sangre, atenuar la anemia, cálculos renales y diabetes.

Las especies de uso maderable más destacables fueron *Cedrela odorata* L. (VUma=1), *Swietenia humilis* Zucc. (VUma=0.95), *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A. DC. (VUma=0.45), *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth (VUma=0.37) y *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken (VUma=0.3), las cuales fueron frecuentemente empleadas en la fabricación de muebles (mesas, sillas y camas) y partes de carreta (eje, timón y yugo). En la categoría de ornamental, las especies más valoradas fueron *Sideroxylum capiri* (A. DC.) Pittier y *Tecoma stans*, con VUor=0.10 y VUor=0.18, respectivamente. En la categoría de alimentos, *Persea americana* Mill. (VUa=1.07),

Byrsonima crassifolia (L.) Kunth (VUa=0.69), Annona purpurea Moc. & Sessé ex Dunal (VUa=0.53) y Leucaena collinsii (VUa=0.5) fueron las especies que registraron el valor de uso más alto, especies generalmente apreciadas por el sabor de sus frutos.

Las especies de uso religioso más valiosas fueron *Sideroxylum capiri* (VUr=1) y *Pistacia mexicana* Kunth (VUr=0.4), usadas para elaborar ofrendas (enrame o somé) de los altares de santos en las festividades religiosas; *Plumeria rubra* L. (VUr=0.5) se empleó en la fabricación de adornos para las iglesias, mientras que *Bursera excelsa* (Kunth) Engl. (VUr=0.3) para sahumar con olor a incienso durante los rezos y festividades tradicionales. De los árboles usados como forraje, *Acacia pennatula* (VUfr=1.06) fue la especie con el valor de uso más alto. Finalmente, *Bursera simaruba* (VUcv=0.95) y *B. excelsa* (VUcv=0.35) fueron las especies más valoradas con la finalidad de cerco vivo.

Relación entre el valor de uso y la importancia ecológica

El valor de uso por especie no se correlacionó con el IVI, densidad, frecuencia y dominancia, denotando que las especies dominantes de la comunidad arbórea del bosque secundario no son las más valoradas por las comunidades locales. En cambio, se determinó la asociación entre el va-

lor de uso con la dominancia relativa (r_s =0.30, P=0.04) de las especies presentes en el sitio con 19 años de abandono. Por último, a nivel de las categorías de uso únicamente se encontró relación entre el valor de uso ornamental con la densidad de las especies (r_s =0.41, P=0.03).

Discusión

Riqueza etnoflorística y usos

La riqueza de las especies arbóreas útiles registradas en este estudio representó 12% de la diversidad florística referida para los bosques secos de México por Trejo y Dirzo (2002). En términos absolutos, el número de especies encontradas en este estudio fue más alto comparado con estudios previos realizados en la región Centro de Chiapas (79) (Isidro, 1997), (99) (Isidro et al., 2006), (68) (Pérez-Muñoz, 2017) y aproximada a lo reportado en regiones de alto valor para la conservación del BTC en el país, como la cuenca del Río Balsas (112) (Maldonado et al., 2013) (51) (Beltrán-Rodríguez et al., 2014) (97) (Zepeda-Gómez et al., 2017). Aunque la curva de acumulación de las especies mencionadas por los informantes mostró que todavía es posible registrar más, el alto porcentaje de especies útiles obtenido (más de 63% del inventario de campo) es destacable, considerando el elevado grado de deterioro que posee el BTC de esta región (Ceballos et al., 2010) y la presión que genera el cambio de uso de suelo debido a la urbanización (Espinosa-Jiménez et al., 2014).

Las familias más importantes por el mayor número de especies útiles en la zona de estudio, en general, pertenecen a las más destacables de la flora del BTC (Trejo y Dirzo, 2002; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2013). La predominancia de fabáceas no sorprende, ya que esta es la familia más diversa a nivel arbóreo del BTC (Sousa et al., 2001). Además, este resultado puede atribuirse al hecho de que la Depresión Central de Chiapas, a la cual pertenece al área de estudio, ha sido reconocida como una importante área de concentración de leguminosas del país (Sousa, 2010) y porque la mayor parte de las especies de esta familia poseen atributos útiles al ser humano (Hastings, 1990; Camargo-Ricalde et al., 2001).

La alta diversidad de especies útiles y el amplio número de categorías de uso muestran la estrecha relación que han tenido y tienen las comunidades campesinas con el BTC (Camou-Guerrero et al., 2008). Particularmente las categorías combustible, poste y construcción rural destacaron al concentrar un importante número de especies destinadas a satisfacer las necesidades básicas de la población. Este resultado es coincidente con las evidencias encontradas en otros estudios efectuados a lo largo del país con grupos indígenas y mestizos que por tradición han aprovechado el BTC (Sánchez-Velásquez et al., 2002; Couttolenc-Brenis et al., 2005; Moreno-Casasola y Paradowska, 2009; Martínez-Pérez et al., 2012; Suárez et al., 2012). De acuerdo con las opiniones de los entrevistados, habitantes de los asentamientos irregulares colindantes a las comunidades de estudio son los que extraen actualmente leña de forma ilícita del bosque secundario, y los informantes la obtienen de la parcela o la compran con la finalidad de preparar alimentos de gran demanda calórica (p. ej. tamales, pozol y frijoles). De igual manera los entrevistados indicaron que las especies destinadas a la construcción de la vivienda rural actualmente solo se ocupan en la estructura de galeras dentro de la casa habitación o la parcela agrícola. Este es un patrón recurrente en los núcleos agrarios de zonas urbanas y periurbanas de México, atribuido a las transformaciones económicasproductivas por el crecimiento urbano y al efecto de las normas ambientales (Salazar, 2000; Calderón-Cisneros y Soto-Pinto, 2014).

Por otra parte, el elevado número de especies destinadas al uso de poste para el cercado de parcelas y potreros está relacionado con cambios en la dinámica productiva de la región. Durante las entrevistas, los informantes expresaron que después de la entrada del Programa de Certificación de Derechos Ejidales y Titulación de Solare (PROCEDE), los terrenos agrícolas pasaron de ser de uso común a individual, obligando a cada campesino a cercar su terreno y regular la presencia de los árboles que por competencia pudieran afectar la producción de sus cultivos. No obstante, existe una tendencia por mezclar postes con cercos vivos en la delimitación de las unidades



productivas, pues al igual que sucede en otras regiones de México y Centroamérica, los altos costos (\$10/pieza de poste) y su poca durabilidad (3-5 años) obligan al campesino a buscar opciones más eficientes (Avendaño y Acosta, 2000; Harvey et al., 2003).

El uso medicinal es considerado la principal forma de aprovechamiento que los grupos indígenas y mestizos efectúan del BTC (Bye et al., 2002). El menor grado de aprecio a este grupo de plantas en las localidades de estudio puede estar relacionado con aspectos de muestreo, ya que en este trabajo no se evaluaron las herbáceas, donde se han registrado el mayor número de especies medicinales del BTC (Isidro et al., 2006; Maldonado et al., 2013; Zepeda-Gómez et al., 2017). No obstante, el uso medicinal de las especies arbóreas es un reflejo del conocimiento tradicional que aun resguardan las comunidades (Monroy y Ayala, 2003) y un recurso valioso de apoyo a la atención primaria de enfermedades frecuentemente asociadas a regiones con pobreza y marginalidad social.

Los informantes indicaron que el empleo de especies arbóreas para elaborar muebles y herramientas es un uso que va reduciéndose entre la población. El caso del uso de madera para fabricar carretas fue gradualmente sustituido por materiales más resistentes como el hierro, hasta que su uso fue prohibido como medio de transporte en la década de los años ochenta, como medida de seguridad ante el establecimiento de las vías rápidas de comunicación intermunicipales de la zona de estudio (Fig. 1). Por lo tanto, la elaboración de herramientas de trabajo fue el uso más frecuentemente mencionado por parte de los campesinos. A diferencia de lo reportado en otras regiones del país donde este uso ha sido poco reconocido (Beltrán-Rodríguez et al., 2014), su importancia mostró el corpus del conocimiento que tienen los campesinos al emplear especies en la generación de herramientas que contribuyen a sostener el sistema de cultivo tradicional (González, 2003). En cuanto a la fabricación de muebles, también es una práctica que va en desuso, esto en parte se debe a que las poblaciones silvestres de las especies frecuentemente mencionadas para este propósito, como son: Cedrela odorata, Swietenia humilis, Tabebuia rosea y *Cordia alliodora*, son escasas, lo cual puede observarse en los bajos valores de densidad que registraron estas especies durante el inventario florístico (Apéndice).

Las especies con valor alimenticio, ornamental, forrajero y religioso, además de ser referidas a la vegetación secundaria, son en su mayoría toleradas y cultivadas en los sistemas de producción tradicional y huertos caseros, lo cual sugiere la influencia de estos ambientes en el mantenimiento del conocimiento local y el uso actual de los recursos florísticos (Jiménez-Ferrer et al., 2008; Moreno-Calles et al., 2013; Beltrán-Rodríguez et al., 2014). En particular, para el área de estudio, Isidro (1997) reportó el valor del huerto familiar en el aporte de especies vegetales destinadas a los usos ornamental, comestible y religioso en varias comunidades rurales de Tuxtla Gutiérrez. Además, Ramírez-Marcial et al. (2012) mostraron la importancia del bosque secundario asociado al sistema silvopastoril tradicional de la Depresión Central de Chiapas, al permitir la regeneración natural de una cantidad significativa de especies típicas del BTC.

Relación del valor de uso e importancia ecológica

En concordancia con las investigaciones realizadas en regiones con marcada estacionalidad climática de América tropical (Albuquerque y Lucena, 2005; Lucena et al., 2007, 2014), en el presente estudio no se encontró relación entre el valor de uso global de las especies arbóreas, basado en el consenso de los informantes con ninguno de los parámetros fitosociológicos evaluados. De acuerdo con Maldonado et al. (2013), la relación entre el valor de uso con los parámetros ecológicos se ve afectada por la alta diversidad β y la estructura del bosque. Este segundo aspecto es particularmente crítico en la región (Ceballos et al., 2010) y en la reserva, pues la estructura del bosque secundario ha sido fuertemente impactada por la explotación de las especies de valor económico y cultural (Vargas et al., 2000; Medina et al. 2005) y, en general, por las actividades antropogénicas que provocan la dominancia ecológica de pocas especies arbóreas (Sánchez, 2014). Por lo tanto, fue la disminución de las poblaciones silvestres de las especies con mayor valor de uso, lo que contribuyó a no encontrar una relación entre éste y la importancia ecológica. Entonces, es probable que el valor de uso de las especies esté más relacionado con aspectos culturales y sociodemográficos (Albuquerque y Lucena, 2005; Blancas et al., 2013). Por ejemplo, *Acacia pennatula* fue la especie de mayor valor de uso y preferencia en el manejo del sistema silvopastoril tradicional del centro de Chiapas (Escobar-Ocampo et al., 2009; Ramírez-Marcial et al., 2012).

Es necesario tomar con cautela la correlación entre el valor de uso asociado a la importancia ecológica exhibida por el bosque de 19 años de abandono, pues estadísticamente registró un bajo nivel de asociación (R₂=0.30). En todo caso, esta débil relación es un indicio de que el valor de uso de las especies está más relacionado con la dominancia (área basal), que con la abundancia de las especies arbóreas (Lawrence et al., 2005), tal y como se ha reportado para otros bosques secos degradados del trópico americano (Ribeiro et al., 2014; Silva et al., 2014).

A pesar de que en otros estudios se han registrado relaciones significativas entre el valor de uso a nivel de las categorías construcción, alimentos y medicinales con los parámetros fitosociológicos (Lucena et al., 2007, 2012; Maldonado et al., 2013; Silva et al., 2014), en este estudio únicamente la densidad de las especies fue el parámetro asociado al mayor valor de uso en la categoría ornamental. Esta relación se explica porque las especies destinadas a la ornamentación no demandan características similares a aquellas con fines de explotación forestal (Albuquerque et al., 2015).

Las comunidades rurales del trópico poseen un importante conocimiento tradicional sobre los recursos que utilizan, clave para fomentar su participación en el diseño de estrategias para la conservación, manejo y restauración de los bosques tropicales (Uprety et al., 2012). De ahí que diversos autores hayan propuesto el valor de uso como criterio para la selección de especies arbóreas con fines de conservación, reforestación y plantaciones forestales (Suárez et al., 2012; Meli et al., 2014). Debido a que no se encontró relación entre la importancia ecológica de las especies del bosque secundario con el valor de uso,

y a que las especies con mayor valor de uso registraron poblaciones silvestres reducidas, consideramos que el valor de uso puede apoyar en la identificación de especies prioritarias para la conservación y restauración del BTC en la reserva. Por esta razón, recomendamos utilizar las especies con el mayor valor de uso (Acacia pennatula y Eysenhardtia adenostylis), y otras de valor de uso intermedio (Alvaradoa amorphoides, Bursera excelsa, B. simaruba, Cordia alliodora, Fraxinus purpusii Brandegee, Gliricidia sepium (Jacq.) Kunth y Lysiloma acapulcense), para su utilización en programas de reforestación y agroforestería en apoyo a las actividades productivas de la región. La mayoría de estas especies ya han sido reconocidas como importantes para conservar y restaurar los bosques tropicales de Mesoamérica (Vázquez-Yanes et al., 1999; Cordero et al., 2003; UICN, 2015).

Conclusiones

El alto porcentaje de especies con valor utilitario corrobora la importancia que tiene el BTC secundario en la provisión de especies vegetales a los habitantes de las comunidades periurbanas de la Reserva Villa Allende, siendo la familia Fabaceae la que presentó mayor número de especies. Se destaca la alta presencia de aquellas catalogadas como multipropósito y la frecuencia de uso de éstas en las categorías de combustible, construcción rural y postes, asociados a los sistemas agrícolas. Las especies Eysenhardtia adenostylis y Acacia pennatula registraron los valores de uso más alto, catalogadas como especies multipropósito que satisfacen las necesidades básicas de las familias campesinas.

La hipótesis inicialmente planteada en este estudio no se cumplió debido a que encontramos una nula o débil relación entre el valor de uso por especie y los parámetros fitosociológicos de dominancia, densidad, frecuencia e índice de importancia ecológica, lo que demuestra que el valor de uso no está determinado por la importancia ecológica de la especie. Asimismo, la relación valor de uso e índice de importancia ecológica puede estar afectada por el estado de perturbación de la estructura del bosque secundario. Es necesario que las especies identificadas con



mayor valor de uso y, en particular, las de baja dominancia ecológica se investiguen más a detalle para determinar si tienen alguna presión debido a su utilización pues se carece de información sobre las prácticas de manejo tradicional y las condiciones ambientales sobre el espacio y tiempo en que sucede su aprovechamiento. Los planes y programas para la conservación, manejo y restauración del BTC en el área de estudio deben además de considerar los aspectos ecológicos de las especies, el conocimiento tradicional que poseen las comunidades locales y las dinámicas que los grupos mestizos enfrentan ante el proceso de urbanización.

Contribución de autores

LARL, MSSC y MCGR concibieron y diseñaron el estudio. MCGR realizó los análisis, contribuyó con la adquisición de datos y su interpretación, y escribió el documento con la ayuda de LARL y MSSC. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue financiado por el Gobierno del Estado de Chiapas a través de la Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural (proyecto 042151S09201E10A003000). El apoyo se le otorgó al autor MCGR para solventar el trabajo de campo.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a las autoridades locales y habitantes de las comunidades por participar en este estudio. A la Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural por el apoyo brindado en la gestión de permisos de colecta, logística y acceso al herbario CHIP. A los curadores Oscar Farrera Sarmiento (Herbario CHIP), Miguel Ángel Pérez Farrera y Josefa Anahí Espinosa Jiménez (Herbario Eizi Matuda) por su apoyo en la identificación taxonómica de las colectas botánicas. A los estudiantes Daniel Pérez Muñoz, Diana Yanet Sánchez Molina, Dalia Elizabeth Sántiz Gómez y Diego Velázquez Suárez, por su apoyo en la adquisición de los datos de campo y entrevistas.

LITERATURA CITADA

- Albuquerque, U. P. y R. P. F. Lucena. 2005. Can apparency affect the use of plants by local people in tropical forest? Interciencia 8(30): 506-511.
- Albuquerque, U. P., G. S. Taboada, M. R. Alves, J. Gomes de Melo, P. M. Muniz, A. N. Borba y W. J. Ferreira. 2015. The influence of the environment on natural resource use: evidence of apparency. In: Albuquerque, U. P., P. M. Muniz and A. Casas (eds.). Evolutionary Ethnobiology. Springer International Publishing. Basel, Switzerland. Pp. 131-147. DOI: https://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-19917-7 10
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181(1): 1-20. DOI: https://dx.doi.org/10.1111/boj.12385
- Avendaño, R. S. y R. I. Acosta. 2000. Plantas utilizadas como cercas vivas en el estado de Veracruz. Madera y Bosques 6(1): 55-71. DOI: https://doi.org/6.10.21829/myb.2000.611342
- Balvanera, P. y M. Maass. 2010. Los servicios ecosistémicos que proveen las selvas secas. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. B. Creel y R. Dirzo (eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. Pp. 251-270.
- Balvanera, P., A. Castillo y M. Martínez-Harms. 2011. Ecosystem Services in seasonally dry tropical forests. In: Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (eds.). Seasonally dry tropical forests. Island Press. Washington, D.C., USA. Pp. 259-277. DOI: https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7_15
- Beltrán-Rodríguez, L., A. Ortiz-Sánchez, N. A. Mariano, B. Maldonado-Almanza y V. Reyes-García. 2014. Factors affecting ethnobotanical knowledge in a mestizo community of the Sierra de Huautla Biosphere Reserve, Mexico. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 10(1): 14. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-10-14

- Berkes, F., J. Colding y C. Folke. 2000. Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. Ecological applications 10(5): 1251-1262. DOI: https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1251:ROTEKA]2.0.CO;2
- Blancas, J., A. Casas, D. Pérez-Salicrup, J. Caballero y E. Vega. 2013. Ecological and socio-cultural factors influencing plant management in Náhuatl communities of the Tehuacán Valley, Mexico. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 9(1): 39. DOI: https://doi.org/10.1186/1746-4269-9-39
- Bye, R. 1995. Ethnobotany of the Mexican dry tropical forests. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 423-438.
- Bye, R., L. Cervantes y B. Rendón. 2002. Etnobotánica en la región de Chamela, Jalisco, México. In: Noguera, F., J. Vega, A. García y M. Quesada (eds.). Historia natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México. Pp. 545-559.
- Calderón-Cisneros, A. y L. Soto-Pinto. 2014. Transformaciones agrícolas en el contexto periurbano de la ciudad de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. LiminaR Estudios Sociales y Humanísticos 12(1): 125-143. DOI: https://doi.org/10.29043/liminar.v12i1.329
- Camargo-Ricalde, S. L., R. Grether, A. Martínez-Bernal, V. García-García y S. Barrios. 2001. Especies útiles del género *Mimosa* (Fabaceae-Mimosoideae) en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 68: 33-44. DOI: https://dx.doi.org/10.17129/botsci.1634
- Camou-Guerrero, A., V. Reyes-García, M. Martínez-Ramos y A. Casas. 2008. Knowledge and use value of plant species in a Rarámuri Community: a gender perspective for conservation. Human Ecology 36: 259-272. DOI: https://dx.doi.org/10.1007/s10745-007-9152-3
- Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. B. Creel y R. Dirzo. 2010. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 594 pp.

- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. In: Soberón, J., G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (eds.). Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. Pp. 87-108.
- Cordero, J., D. H. Boshier, CATIE y OFI. 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. Oxford Forestry Institute-Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Oxford, UK. 1079 pp.
- Couttolenc-Brenis, E., J. A. Cruz-Rodríguez, E. Cedillo Portugal y M. A. Musálem. 2005. Uso local y potencial de las especies arbóreas en Camarón de Tejeda, Veracruz. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 11(1): 45-50.
- Cruz-Burguete, J. L. y P. E. Almazán-Esquivel. 2008. Los Zoques de Tuxtla y la disputa por las virgencitas de Copoya, en el valle central de Chiapas. Ra Ximhai 4(2): 21-47.
- Díaz, S., J. Fargione, F. C. Stuart y D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. PLoS Biology 4(8): e277. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277
- Escobar-Ocampo, C., J. C. Niños, N. Ramírez-Marcial y C. P. Yépez. 2009. Diagnóstico participativo del uso, demanda y abastecimiento de leña en una comunidad zoque del centro de Chiapas, México. Ra Ximhai 5(2): 201-223.
- Espinosa-Jiménez, J. A., A. López-Cruz, M. A. Pérez-Farrera y S. López. 2014. Inventario florístico de la cañada la Chacona-Juan Crispín y zonas adyacentes, Depresión Central de Chiapas, México. Botanical Sciences 92(2): 205-241. DOI: https://dx.doi.org/10.17129/botsci.30
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: Wallace, J. W. y R. L. Mansell (eds.). Biochemical interaction between plants and insects. Recent Advances in Phytochemistry, vol. 10. Springer. Boston, USA. Pp. 1-40. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1
- Garibaldi, A. y N. Turner. 2004. Cultural keystone species: implications for ecological conservation and restoration. Ecology and Society 9(3): 1. DOI: https://doi.org/10.5751/es-00669-090301



- González, J. A. 2003. Cultura y agricultura: transformaciones en el agromexicano. México. Universidad Iberoamericana. México, D.F., México. 343 pp.
- Goodman, L. A. 1961. Snowball sampling. The Annals of Mathematical Statistics 32(1): 148-170. DOI: https://doi.org/10.1214/aoms/1177705148
- Harvey, C. A., J. V. Villanueva, M. Chacón, D. Muñoz y M. López. 2003. Contribución de las cercas vivas a la productividad e integridad ecológica de los paisajes agrícolas en América Central. Agroforestería en las Américas 10: 30-39.
- Hastings, R. B. 1990. Medicinal legumes of Mexico: Fabaceae, Papilionoideae, part one. Economic Botany 44(3): 336-348. DOI: https://doi.org/10.1007/BF03183915
- Hickey, G. M., M. Pouliot, C. Smith-Hall, S. Wunder y M. R. Nielsen. 2016. Quantifying the economic contribution of wild food harvests to rural livelihoods: a global-comparative analysis. Food Policy 62: 122-132. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foodpol.2016.06.001
- Holz, S. y G. Placci. 2008. El desafío de la restauración de bosques en paisajes poblados: un enfoque multidisciplinar en Misiones, Argentina. In: González-Espinosa, M., J. M. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial (eds.). Restauración de bosques en América Latina. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE) y Editorial Mundi-Prensa. México, D.F., México. Pp. 163-179.
- Huerta García, M. A., R. Escalante López, A. Méndez Barrera, P. Sánchez Montero, K. Leal Aguilar, A. Rodríguez Jiménez, M. M. Torres Álvarez y B. Gálvez Cruz. 2016. Paisajes transformados y el cambio climático: el caso de las áreas naturales protegidas de la Ecoregión "Selva Zoque", Chiapas. In: Escuinca Cano, F. y M. C. Gordillo Ruiz (coord.). Ecoregión Zoque: retos y oportunidades ante el cambio climático. Gobierno del Estado de Chiapas, Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural. Tuxtla Gutiérrez, México. Pp. 144-164.
- INEGI. 1999. Modelo de elevación digital 1:50,000 Tuxtla Gutiérrez E15C59 y E15C69. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.

- INEGI. 2000. Carta edafológica 1:250,000 Tuxtla Gutiérrez E15-11. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- INEGI. 2003. Conjunto de datos vectoriales de la carta de vegetación primaria 1:1,000,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- INEGI. 2010. XIII Censo general de población y vivienda. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México. http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/proyectos/ccpv/cpv2010/ (consultado septiembre de 2017).
- INI. 1994. Biblioteca de la Medicina Tradicional Mexicana. Primera edición digital. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/index.php (consultado enero de 2018).
- IPNI. 2012. The International Plant Names Index. http://www.ipni.org. (consultado noviembre de 2017).
- Isidro, M. V. 1997. Etnobotánica de los Zoques de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Instituto de Historia Natural. Tuxtla Gutiérrez, México. 125 pp.
- Isidro, M. V. y O. Farrera S. 1999. Uso tradicional de las plantas por los Zoques de Chiapas. Fin de Siglo 2(1): 7-9.
- Isidro, M. V., N. Moreno y O. Farrera S. 2006. Planta útiles de los zoques del centro de Chiapas. In: Aramoni, D. C., T. W. Lee. y M. G. Lisbona (eds.). Presencia Zoque: una aproximación interdisciplinaria. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas-Universidad Autónoma de Chiapas-Universidad Nacional de México. México, D.F., México. Pp. 369-386.
- Janzen, H. D. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. Annals of the Missouri Botanical Garden 75(1): 105-116. DOI: https://doi.org/10.2307/2399468
- Jiménez-Ferrer, G., R. Velasco-Pérez, M. U. Gómez y L. Soto-Pinto. 2008. Ganadería y conocimiento local de árboles y arbustos forrajeros de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Zootecnia Tropical 26(3): 333-337.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeita, J. C. Calvo-Alvarado,M. Quesada, B. Rivardy y D. H. Janzen. 2004. Species

- composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. Forest Ecology and Management 200(1-3): 227-247. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.001
- Lawrence, A., O. L. Phillips, M. Reategui, S. Lopes, D. Rose y A. J. Farfan. 2005. Local values for harvested forest plants in Madre de Dios, Peru: towards a more contextualized interpretation of quantitative ethnobotanical data. Biodiversity and Conservation 14(1): 45-79. DOI: https://doi.org/10.1007/s10531-005-4050-8
- Lisbona, M. G. 2006. Olvidados del neozapatismo: los zoques chiapanecos. Estudios sociológicos 24(71): 305-330.
- López, E. J. G. 2006. Estimación de tormentas y avenidas para el diseño de las obras de protección del Río Sabinal. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 70 pp.
- Lucena, R. F. P., U. P. Albuquerque y E. L. Araújo. 2007. Does the use-value of woody plants of the Caatinga (Northeastern Brazil) explain their local availability? Economic Botany 61(4): 347-361. DOI: https://doi.org/10.1663/0013-0001(2007)61[347:DTLAOW]2.0.CO;2
- Lucena, R. F. P., P. M. Medeiros, E. L. Araújo, A. A. Chaves y U. P. Albuquerque. 2012. The ecological apparency hypothesis and the importance of useful plants in rural communities from Northeastern Brazil: An assessment based on use value. Journal of Environmental Management 96(1): 106-115. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.09.001
- Lucena, R. F. P., R. F. Sousa, N. M. Guerra, J. E. S. Ribeiro, A.
 P. Leite, D. B. O. Abreu, T. K. N. Carvalho, D. M. B. M.
 Trovão, C. A. B. Alves, R. R. N. Alves, P. F. Borges, L. A.
 Andrade, J. S. Souto, S. P. Sousa y E. N. Nunes. 2014. The ecological apparency hypothesis and dry tropical forests:
 an ethnobotanical assessment. Etnoecológica 10(9): 1-17.
- Maffi, L. 2005. Linguistic, cultural and biological diversity. Annual Review Anthropology 34(1): 599-617. DOI: https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.34.081804.120437
- Maldonado, B., J. Caballero, A. Delgado-Salinas y R. Lira.
 2013. Relationship between use value and ecological importance of floristic resources of seasonally dry tropical forest in the Balsas River Basin, Mexico. Economic

- Botany 67(1): 17-29. DOI: https://doi.org/10.1007/s12231-013-9222-y
- Martínez-Pérez, A., P. A. López, A. Gil-Muñoz y A. Cuevas-Sánchez. 2012. Plantas silvestres útiles y prioritarias identificadas en La Mixteca Poblana, México. Acta Botanica Mexicana 98: 73-98. DOI: https://doi.org/10.21829/abm98.2012.1141
- Medina, S. L., G. M. Anaya, H. V. Volke y C. S. Ortiz. 2005. Formulación de un plan de desarrollo agropecuario y forestal para una comunidad ejidal del municipio de San Fernando, Chiapas, México. Mundo Agrario 5: 1374-1405.
- Meli, P., M. Martínez-Ramos, J. Rey-Benayas y J. Carabias. 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for restoration. Applied Vegetation Science 17(4): 744-753. DOI: https://doi.org/10.1111/avsc.12096
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. Journal of Biogeography 33(3): 491-505. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x
- Monroy, R. e I. Ayala. 2003. Importancia del conocimiento etnobotánico frente al proceso de urbanización. Etnobiología 3: 79-92.
- Moreno-Calles, A., V. Toledo y A. Casas. 2013. Los sistemas agroforestales tradicionales de México: una aproximación biocultural. Botanical Sciences 91(4): 375-398. DOI: http://dx.doi.org/10.17129/botsci.419
- Moreno-Casasola, P. y K. Paradowska. 2009. Especies útiles de la selva baja caducifolia en las dunas costeras del centro de Veracruz. Madera y Bosques 15(3): 21-4. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2009.1531184
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 2002. Aims and methods of vegetation ecology. Second Edition. Blackburn Press. Caldwell, USA. 547 pp.
- Mulleried, F. 1951. Geología de Chiapas. Colección libros de Chiapas, Serie Básica. Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, México. 180 pp.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E.



- Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 9-34.
- OPS. 1995. Clasificación estadística internacional de enfermedades y problemas relacionados con la salud. Décima revisión. Organización Panamericana de la Salud. Washington, D.C., USA. http://ais.paho.org/classifications/Chapters/pdf/Volume2.pdf (consultado enero de 2018).
- Pérez-Muñoz, D. A. 2017. Evaluación de la composición, estructura y usos de la comunidad vegetal leñosa al sur de la zona protectora foresta vedada "Villa Allende", Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 113 pp.
- Phillips, O. y A. H. Gentry. 1993. The useful plants of Tambopata, Peru: I. Statistical hypothesis tests with a new quantitative technique. Economic Botany 47(1): 15-32. DOI: https://doi.org/10.1007/BF02862203
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, M. Álvarez-Anorve, K. E. Stoner, L. Ávila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espirito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L. P. Cerdeira Morellato, J. S. Powers, F. S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. Forest Ecology Management 258(6): 1014-1024. DOI: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023
- Ramírez-Marcial, N., M. L. Rueda-Pérez, B. Ferguson y G. Jiménez-Ferrer. 2012. Caracterización del sistema agrosilvopastoril en la Depresión Central de Chiapas. Avances en Investigación Agropecuaria 16(2): 7-22.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. https://www.r-project.org/
- Reyes-García, V., T. Huanca, V. Vadez, W. Leonard y D. Wilke. 2006. Cultural, practical, and economic value of wild plants: a quantitative study in the Bolivian Amazon. Economic Botany 60(1): 62-74. DOI: https://doi.org/10.1663/0013-0001(2006)60[62:CPAEVO]2.0.CO;2

- Ribeiro, J. P. O., T. K. N. Carvalho, J. E. S. Ribeiro, R. F. Sousa, J. R. F. Lima, C. A. B. Alves, J. G. Jardim y R. F. P. Lucena. 2014. Can ecological apparency explain the use of plant species in the semi-arid depression of Northeastern Brazil? Acta Botanica Brasilica 28(3): 476-483. DOI: https://dx.doi.org/10.1590/0102-33062014abb2758
- Rocha-Loredo, A. C., N. Ramírez-Marcial y M. González-Espinosa. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la Depresión Central de Chiapas. Botanical Sciences 87: 89-103. DOI: http://dx.doi.org/10.17129/botsci.313
- Rossato, S., H. F. Leitáo-Filho y A. Begossi. 1999. Ethnobotany of Caicaras of the Atlantic Forest Coast (Brazil). Economic Botany 53(4): 387-395. DOI: https://doi.org/10.1007/BF02866716
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa, S.A., México, D.F., México. 432 pp.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf (consultado junio de 2017).
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 2013. Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. Acta Botanica Mexicana 102: 1-23. DOI: https://doi.org/10.21829/abm102.2013.229
- Salafsky, N. y E. Wollenberg. 2000. Linking livelihoods and conservation: a conceptual framework and scale for assessing the integration of human needs and biodiversity. World Development 28(8): 1421-1438. DOI: https://doi.org/10.1016/S0305-750X(00)00031-0
- Salazar, C. C. 2000. La relación población-recursos en la periferia urbana: una experiencia teórica-metodológica. Estudios demográficos y urbanos 15(3): 641-664. DOI: https://dx.doi.org/10.24201/edu.v15i3.1089
- Sánchez, M. D. 2014. Estructura y composición florística de la subcuenca del río Sabinal, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 97 pp.

- Sánchez-Velásquez, L., G. Hernández-Vargas, M. M. A. Carranza, M. R. Pineda-López, G. R. Cuevas y C. F. Aragón. 2002. Estructura del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la sierra de Manantlán, México: antagonismos de usos. Polibotánica 13: 25-46.
- Silva, R. J. R., T. C. Nunes, J. R. Oliveira, N. G. Medeiros, N. Silva, K. P. Marques, C. A. Belarmino, S. J. Sousa, J. S. Silva, A. N. Trajano, J. L. Ribamar, R. Silva de Oliveira y R. L. Farias. 2014. Ecological apparency hypothesis and availability of useful plants: testing different use values. Ethnobotany Research and Applications 12: 415-432. DOI: https://dx.doi.org/10.17348/era.12.0.415-432
- Sousa, M. S. 2010. Centro de endemismos: las leguminosas. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. B. Creel y R. Dirzo. (eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. Pp. 77-91.
- Sousa, M. S., M. Ricker y H. M. Hernández. 2001. Tree species of the family Leguminosae in Mexico. Harvard Papers in Botany 6(1): 339-365.
- Suárez, A., G. Williams-Linera, C. Trejo, J. I. Valdez-Hernández, V. M. Cetina-Alcalá y H. Vibrans. 2012. Local knowledge helps select species for forest restoration in tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. Agroforestry Systems 85(1): 35-55. DOI: https://doi.org/10.1007/s10457-011-9437-9
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. Biodiversity and Conservation 11(11): 2063-2084. DOI: https://doi.org/10.1023/A:1020876316013
- Turner, N. J. 1988. "The importance of a rose": Evaluating the cultural significance of plants in Thompson and Lillooet Interior Salish. American Anthropologist 90(2): 272-290. DOI: https://doi.org/10.1525/aa.1988.90.2.02a00020
- UICN. 2015. Especies para restauración. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. http://www.especiesrestauracion-uicn.org/index.php (consultado enero de 2018).

- Uprety, Y., H. Asselin, Y. Bergeron, F. Doyon y J. F. Boucher. 2012. Contribution of traditional knowledge to ecological restoration: practices and applications. Ecoscience 19(3): 225-237. DOI: https://doi.org/10.2980/19-3-3530
- Vaca, A. R., J. D. Golicher, L. Cayuela, J. Hewson y M. Steininger. 2012. Evidence of incipient forest transition in Southern Mexico. PLoS ONE 7: e42309. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042309
- Vargas, M. F., S. Escobar y R. Ángel. 2000. Áreas Naturales Protegidas de México con decretos federales. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca-Red para el Desarrollo Sostenible, A.C.-Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo. México, D.F., México. 830 pp.
- Vázquez-Yanes, C. A., I. Batis M., M. I. Alcocer S., M. Gual D. y C. Sánchez D. 1999. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/inicio.pdf (consultado enero de 2018).
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. Restoration Ecology 14(1): 11-20. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x
- Williams, V. L., T. F. Edward y K. B. Witkowski. 2007. The use of incidence-based species richness estimators, species accumulation curves and similarity measures to appraise ethnobotanical inventories from South Africa. Biodiversity Conservation 16(9): 2495-2513. DOI: https://doi.org/10.1007/s10531-006-9026-9
- Zárate, S. 1999. Ethnobotany and domestication process of *Leucaena* in Mexico. Journal of Ethnobiology 19(1): 1-23.
- Zepeda-Gómez, C., C. A. Burrola, L. O. White y S. C. Rodríguez. 2017. Especies leñosas útiles de la selva baja caducifolia en la Sierra de Nanchititla, México. Madera y Bosques 23(3): 101-119. DOI: https://dx.doi.org/10.21829/myb.2017.2331426



Apéndice: Categorías de uso, valor de uso e importancia ecológica de las especies arbóreas del bosque tropical caducifolio secundario en la Reserva Forestal Villa Allende, Chiapas. VU=índice de valor de uso, IVI=índice de valor de importancia ecológica, Do=dominancia, De=densidad, Fr=frecuencia. Categorías de uso: a=alimento, b=construcción rural, c=cerco vivo, d=religioso, e=forraje, f=maderable, g=medicinal, h=ornamental, i=poste, j=combustible. Usos específicos: 0=adorno, 1=ampollas, 2=anemia, 3=árbol de navidad, 4=aromatizante, 5=bebida, 6=cabo de coa, 7=cabo de hacha, 8=cálculos renales, 9=cama, 10=canoa, 11=cercha, 12=cocimiento de panela, 13=cocimiento de ladrillo, 14=colgador, 15=colitis, 16=condimento, 17=corral, 18=depurativa sangre, 19=depurativa hígado, 20=desinflamar vesícula, 21=diabetes, 22=diarrea, 23=dolor de cabeza, 24=dolor de estómago, 25=dolor de hueso, 26=dolor de muela, 27=dolor muscular, 28=dulces, 29=eje, 30=escalera, 31=escoba, 32=esquinero, 33=estreñimiento, 34=fauna silvestre, 35=frutas, 36=galera, 37=ganado bovino, 38=gastritis, 39=golpes, 40=gripa, 41=guisado, 42=hemorragia, 43=hemorroides, 44=heridas, 45=horcón, 46=desinflamar la próstata, 47=desinflamar órganos, 48=juguete, 49=larguero, 50=leña, 51=mal de aire, 52=mal de espanto, 53=masa, 54=mesa, 55=montura, 56=morillo, 57=parásitos, 58=puerta, 59=rayo, 60=regla, 61=regular la menstruación, 62=reja, 63=sarampión, 64=seto, 65=silla, 66=solera, 67=somé, 68=tamales, 69=tijera, 70=timón, 71=timón de arado, 72=tos, 73=tranca, 74=úlcera, 75=varilla, 76=viga y 77=yugo. Los ejemplares de herbarios se depositaron en el herbario de la Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural (CHIP) y en el herbario Eizi Matuda (HEM), y los registros fotográficos (reg. fot.) se pueden solicitar a través del autor de correspondencia. Nombre de los colectores: *DAPM*=Daniel Alejandro Pérez Muñoz, *DYSM*=Diana Yaneth Sánchez Muñoz, *MCGR*=Mercedes Concepción Gordillo Ruiz.

Familia/especie	Nombre	No. Colecta	Usos	Usos	VU	IVI	Do	De	Fr
	común			específicos					
ANACARDIACEAE									
Comocladia guatemalensis Donn. Sm.	cinco negritos	DAPM 191	b, f, g, i, j	17, 29, 38, 40, 44, 45, 50, 66	0.35	0.27	0.17	0.28	0.36
Pistacia mexicana Kunth	achin	DYSM 593	b, f, g, i, j	21, 45, 50, 53, 67, 71	0.24	-	-	-	-
Rhus schiedeana Schltdl.	ocotillo	DYSM 593	i, j	50	0.04	-	-	-	-
Spondias mombin L.	jobo	MCGR 201	a, i, j	35, 50	0.04	-	-	-	-
Spondias purpurea L.	jocote de caballo	DAPM 114	a, c, e, j	12, 37, 50	0.08	0.08	0.03	0.04	0.18
ANNONACEAE									
Annona macroprophyllata Donn. Sm.	papausa	Reg. fot.	a, g, i, j	35, 40, 47, 50	0.13	-	-	-	-
Annona muricata L.	guanábana	Reg. fot.	a, g	35	0.10	-	-	-	-
Annona purpurea Moc. & Sessé ex Dunal	chincuya	MCGR 170	a, i, j	35, 50	1.86	0.39	0.15	0.32	0.71
Annona reticulata L.	anon, annona amarilla	Reg. fot.	a, g, j	22, 23, 25, 27, 35, 40, 42, 50	0.21	-	-	-	-
APOCYNACEAE									
Cascabela ovata (Cav.) Lippold	manzanito	MCGR 120	b	45	0.01	1.13	1.26	0.87	1.25
Plumeria rubra L.	flor de mayo, chimpipi	MCGR 35	d, g, h	0	0.07	0.22	0.21	0.08	0.36
ARALIACEAE									
Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch. ASPARAGACEAE	palo coleto	DYSM 570	b	-	0.01	-	-	-	-
Beaucarnea goldmanii Rose	pata de elefante	Reg. fot.	h	-	0.01	-	-	-	-
BIGNONIACEAE									
Parmentiera aculeata (Kunth) Seem.	cuajilote	MCGR 203	e	37	0.01	-	-	-	-
Tabebuia rosea (Bertol.) DC.	matilisguate	MCGR 189	b, c, f, g, h, j	9, 47, 49, 50, 54, 58, 65, 66, 76, 77	0.35	0.10	0.08	0.04	0.18

Familia/especie	Nombre común	No. Colecta	Usos	Usos específicos	VU	IVI	Do	De	Fr
Tecoma stans (L.) Juss. ex Kunth	candox	MCGR 47	b, e, g, h, i, j	21, 22, 24, 37, 50, 63	0.25	3.40	2.83	4.87	2.50
BIXACEAE				,					
Cochlospermum vitifolium (Willd.) Spreng. BORAGINACEAE	pomposhuti, tamborcito	MCGR 170	c, g, i, j	8, 38, 44, 46, 47, 50	0.15	1.95	1.93	2.50	1.43
Bourreria andrieuxii Hemsl.	yoa	MCGR 164	b, i	66, 76	0.01	1.58	1.32	1.62	1.79
Cordia alba (Jacq.) Roem. & Schult.	matzú	MCGR 22	b, f, j	6, 28, 48, 50, 55	0.04	1.14	1.30	0.87	1.25
Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Oken	palo de pajarito, hormiguillo	DAPM 66	b, c, f, g, h, i, j	9, 14, 29, 50, 54, 56, 65, 69, 71, 76	0.40	0.68	0.47	0.67	0.89
Cordia dodecandra DC.	cupapé	MCGR 153	a, b, c, f, h, i, j	9, 54, 50, 55, 65	0.12	0.90	1.07	0.55	1.07
BURSERACEAE									
Bursera bipinnata (Moc. & Sessé ex DC.) Engl.	copal hoja menuda	MCGR 179	d, f, h, i, j	4, 12, 29, 50, 77	0.06	0.19	0.28	0.12	0.18
Bursera excelsa (Kunth) Engl.	copal, copal de zope	DAPM 91	b, c, d, e, f, g, h, i, j	4, 10, 12, 29, 37, 40, 45, 50, 72, 77	0.43	1.38	2.47	0.59	1.07
Bursera simaruba (L.) Sarg.	mulato	MCGR 58	b, c, e, g, h, i, j	1, 8, 10, 12, 13, 17, 20, 22, 24, 30, 33, 34, 37, 43, 44, 46, 47, 50, 57	0.66	3.42	4.50	2.73	3.04
CELASTRACEAE				47, 50, 57					
Semialarium mexicanum (Miers) Mennega COMPOSITAE	matapiojo	MCGR 127	J	50	0.01	0.23	0.22	0.28	0.18
Ageratina ligustrina (DC.) R.M. King & H. Rob.	flor blanca cimarrona	MCGR 200	b, i	56, 66	0.05	-	-	-	-
Montanoa tomentosa Cerv.	malacate	MCGR 109	b, f, h, i, j	36, 45, 50, 69	0.08	3.56	3.59	5.11	1.96
Perymenium grande Hemsl.	malacate rojo	MCGR 119	b, d, f, h, i, j	17, 49, 50, 60, 66, 64	0.01	2.54	1.75	4.63	1.25
Verbesina myriocephala Sch. Bip. ex Klatt EBENACEAE	bordón de viejo	DYSM 695	b	64	0.05	-	-	-	-
Diospyros nigra (J.F. Gmel.) Perrier	zapote negro	MCGR 173	a, d, f, h, i, j	5, 35, 50, 67,	0.23	0.27	0.32	0.12	0.36
Diospyros verae-crucis (Standl.) Standl. ERYTHROXYLACEAE	zapotillo	DYSM 65	a	77 35	0.01	-	-	-	-
Erythroxylum havanense Jacq.	escobillo	MGR 163	b, f, g, i, j	17, 31, 50	0.04	1.36	0.89	1.39	1.79

Acta Botanica Mexicana 125: 189-214 Octubre 2018



Familia/especie	Nombre común	No. Colecta	Usos	Usos específicos	VU	IVI	Do	De	Fr
EUPHORBIACEAE									
Cnidoscolus aconitifolius (Mill.) I.M. Johnst.	chaya, chaya de castilla	MCGR 11	e, g, h	37	0.03	1.29	0.86	1.23	1.79
Croton guatemalensis Lotsy	copalchi	MCGR 171	b, g, i, j	45, 50	0.13	0.16	0.09	0.20	0.18
Croton niveus Jacq.	copalchi hoja menuda	DAPM 101	g	38, 39	0.01	0.39	0.44	0.36	0.36
Euphorbia leucocephala Lotsy	flor de lechita, punupupú	MCGR 196	d, h	0	0.03	-	-	-	-
FABACEAE									
Acacia collinsii Saff.	iscanal, espina de cacho	DYSM 716	e, f, h, i, j	37, 50	0.10	-	-	-	-
Acacia cornigera (L.) Willd.	cacho de toro	MCGR 4	b, f, i, j	29, 37, 45, 50, 56	0.18	0.85	0.38	0.55	1.61
Acacia farnesiana (L.) Willd.	huizache	DYSM 717	e, j	37, 50	0.04	-	-	-	-
Acacia pennatula (Schltdl. & Cham.) Benth.	quebracho	MCGR 165	b, c, e, i, j	37, 50	1.29	0.70	0.80	0.40	0.89
Albizia lebbeck (L.) Benth.	guaje lanudo	MCGR 13	b	45, 56, 69	0.01	0.68	0.45	0.87	0.71
Albizia tomentosa (Micheli) Standl.	guanacastillo	MCGR 168	b		0.01	0.70	1.77	0.16	0.18
Bauhinia divaricata L.	casquito de venado	DAPM 117	g, i, j	17, 50	0.07	1.47	1.61	1.74	1.07
Calliandra bijuga Rose	siete pellejos	DYSM 667	d, h, j	50	0.01	-	-	-	-
Calliandra houstoniana (Mill.) Standl.	palo de sangre	MCGR 21	i	-	0.01	0.57	0.36	0.63	0.71
Diphysa americana (Mill.) M. Sousa	guachipilin	MCGR 195	b, c, f, g, i, j	50, 53, 59, 70, 71	0.12	-	-	-	-
Erythrina americana Miller	frijolito	MCGR 197	a, c, e, i, j	34, 37, 41, 50	0.12	-	-	-	-
Erythrina goldmanii Standl.	palo de machetillo	DYSM 443	b		0.01	-	-	-	-
Eysenhardtia adenostylis Baill.	taray, palo dulce	MCGR 172	a, b, c, d, e, f, g, h, i, j	0, 2, 8, 18, 21, 22, 36, 37, 38, 45, 46, 50, 56, 66, 77	1.36	0.28	0.19	0.28	0.36
Gliricidia sepium (Jacq.) Kunth	mataratón, madrecaco	MCGR 37	a, b, c, d, f, g, h, i, j	0, 11, 29, 45, 51, 50, 52, 53, 54, 56, 59, 62, 65, 68, 69, 70, 77	0.48	0.21	0.06	0.20	0.36
Haematoxylum brasiletto H. Karst.	brasil	DYSM 547	b, f, g, i, j	2, 8, 18, 19, 21, 45, 50, 66	0.46	-	-	-	-
Leucaena collinsii Britton & Rose	guaje	MCGR 183	a, b, c, f, g, h, i, j	35, 45, 50, 54, 56, 57, 65, 66, 77	0.97	0.59	0.66	0.75	0.36

Familia/especie	Nombre común	No. Colecta	Usos	Usos específicos	VU	IVI	Do	De	Fr
Leucaena diversifolia (Schltdl.)	guaje de	MCGR 175	a, b, g, i, j	45, 50, 56, 57	0.10	0.24	0.24	0.12	0.36
Benth.	montaña								
Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit	guaje blanco	MCGR 14	b, j	50	0.04	0.10	0.07	0.04	0.18
Lonchocarpus guatemalensis Benth.	chaperla	MCGR 79	b, f, i, j	29, 45, 50, 56, 66, 69, 75	0.12	0.65	0.55	1.03	0.36
Lonchocarpus rugosus Benth.	matabuey	DAPM 129	b, f, i, j	29, 50, 56, 69, 70, 77	0.14	2.47	0.81	0.59	1.07
<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth.	tepehuaje	DAPM 87	b, f, g, i, j	45, 50, 53, 56, 66, 69, 77	0.47	2.88	3.70	2.97	1.96
Machaerium arboreum (Jacq.)	palo de	MCGR 162	b, i, j	50	0.03	2.81	2.42	4.04	1.96
Vogel Mimosa zimapanensis Britton & Rose	matagusano tepezcouite	Reg. fot.	g, i, j	50	0.03	-	-	-	-
Mimosa sp. 1	sierrita	DYSM 495	b, e, f, i, j	6, 37, 50, 76	0.28	-	-	-	-
Mimosa sp. 2	amolillo	MCGR 193	b, i, j	45, 50, 56, 69	0.21	-	-	-	-
Myroxylon balsanıum (L.) Harms	palo de bálsamo	Reg. fot.	b, f, g	46	0.04	-	-	-	-
Pithecellobium pachypus Pittier	patzagua	DYSM 96	a, i, j	35, 50	0.03				
Senna nicaraguensis (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	huevo de iguana	MCGR 176	h		0.01	0.23	0.09	0.24	0.36
Senna skinneri (Benth.) H.S. Irwin & Barneby HERNANDIACEAE	Santa rosa	DAPM 125	b, f, h, i, j	50	0.22	0.11	0.08	0.08	0.18
Gyrocarpus mocinoi Espejo	San Felipe	MCGR 155	b, f, i, j	9, 50, 54, 60, 65	0.07	0.19	0.23	0.16	0.18
LAURACEAE									
Litsea glaucescens Kunth	laurel	Reg. fot.	a	16	0.02	-	-	-	-
Persea americana Mill.	aguacate	MCGR 204	a, b, g, i, j	15, 16, 20, 22, 35, 45, 50	0.39	-	-	-	-
MALPIGHIACEAE									
Byrsonima crassifolia (L.) Kunth	nanche	MCGR 169	a, b, c, e, g, h, i, j	26, 35, 34, 37, 39, 50	0.35	0.35	0.38	0.32	0.36
MALVACEAE									
Ceiba aesculifolia (Kunth) Britten & Baker f.	mosmoté	DAPM 16	b, e, f, i, j	7, 12, 34, 37, 50, 77	0.16	0.64	0.55	0.48	0.89
Guazuma ulmifolia Lam.	cuahulote	MCGR 181	a, b, e, f, g, h, i, j	6, 12, 22, 34, 35, 37, 49, 50	0.26	0.34	0.30	0.36	0.36
Hampea mexicana Fryxell	majagua	DAPM 516	b	45	0.02	-	-	-	-
Heliocarpus terebinthinaceus (DC.) Hochr,	guaspó, corcho	MCGR 37	b, f, i, j	36, 50, 56, 66, 69, 73, 76	0.27	2.94	3.82	3.21	1.79
<i>Luehea candida</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Mart.	cascabillo	MCGR 182	b, c, g, i, j	50, 61	0.12	3.88	7.88	2.69	1.07



Familia/especie	Nombre común	No. Colecta	Usos	Usos específicos	VU	IVI	Do	De	Fr
MELIACEAE									
Cedrela odorata L.	cedro	MCGR 191	b, c, f, g, h, i, j	9, 50, 51, 54, 55, 65, 77	0.66	0.08	0.01	0.04	0.18
Cedrela tonduzii C. DC.	cedril	DAPM 31	f		0.01	0.08	0.01	0.04	0.18
Swietenia humilis Zucc.	caoba	MCGR 205	b, c, f, g, h, i, j	9, 21, 29, 32, 45, 50, 51, 54, 55, 58, 62, 65, 77	0.56	-	-	-	-
Trichilia hirta L.	napaguito	DAPM 154	b, f	54, 56, 65, 69	0.02	0.37	0.16	0.24	0.71
MORACEAE					0.66	0.08	0.01	0.04	0.18
Ficus aurea Nutt.	palo de higo	MCGR 113	b, c, f, g, h, i, j	12, 50	0.18	1.23	1.76	0.67	1.25
MUNTINGIACEAE									
Muntingia calabura L.	capulín	MCGR 199	a, i, j	50	0.04	-	-	-	-
MYRTACEAE									
Eugenia breedlovei Barrie	chazá	<i>DAPM 138</i>	b, i, j	0, 45, 50, 56	0.07	0.70	0.85	0.71	0.54
Eugenia capuli (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	guayabillo	DAPM 110	b	56, 69	0.01	0.80	0.32	0.83	1.25
Psidium guajava L.	guayaba	MCGR 201	a, b, f, g, i, j	22, 24, 33, 35, 50	0.12	-	-	-	-
Psidium sartorianum (O. Berg) Nied. OLACACEAE	guayabillo	DAPM 421	a	35	0.01	-	-	-	-
Ximenia americana L.	jocotillo	MCGR 168	a, i, j	50	0.03	0.18	0.09	0.08	0.36
OLEACEAE									
Fraxinus purpusii Brandegee	saucito, botásvaras	DAPM 130	b, c, e, f, g, i, j	7, 37, 45, 50, 56, 66, 77, 71	0.35	1.54	2.20	0.63	1.79
POLYGONACEAE	2 2 402 7 55-02		-> J	,, ,					
Gymnopodium floribundum Rolfe.	aguanatocal	MCGR 69	b, j	50	0.07	1.19	0.80	1.70	1.07
PRICAMIACEAE									
Alvaradoa amorphoides Liebm.	camarón	<i>DAPM 103</i>	b, c, f, g, i, j	23, 39, 50, 56, 66, 76	0.48	1.96	2.49	1.43	1.96
PRIMULACEAE									
Bonellia macrocarpa (Cav.) B. Ståhl & Källersjö RHAMNACEAE	sicqueté	DAPM 296	d, h, i, j	3, 50	0.04	0.91	0.61	0.87	1.25
Colubrina arborescens Sarg.	cascarillo	DAPM 44	b, c, f, g, i, j	6, 21, 24, 36, 45, 50, 54, 56, 64, 65, 66, 69, 77	0.89	-	-	-	-

Familia/especie	Nombre común	No. Colecta	Usos	Usos específicos	VU	IVI	Do	De	Fr
Colubrina triflora Brongn. ex G. Don RUBIACEAE	corazón bonito	MCGR 33	b, c, g, i	-	0.04	1.43	1.63	1.58	1.07
Calycophyllum candidissimum (Vahl) DC.	palo canelo	DAPM 39	b, g, i, j	45, 50	0.12	0.08	0.01	0.04	0.18
Hamelia patens Jacq.	coralillo	<i>DAPM 29</i>	g	38, 74	0.04	0.38	0.61	0.16	0.36
Randia micracantha (Lillo) Bacigalupo RUTACEAE	rompezapato	MCGR 139	i, j	50	0.12	0.33	0.09	0.20	0.71
Zanthoxylunı fagara (L.) Sarg.	palo de alacrán	DAPM 40	g, j	26, 50	0.04	0.80	0.60	0.91	0.89
SALICACEAE									
Prockia crucis P. Browne ex L.	palo de piedra	DAPM 179	b	-	0.01	0.29	0.30	0.20	0.36
Zuelania guidonia (Sw.) Britton & Millsp. SAPOTACEAE	paraguita	DYSM 04	b, h, i, j	50, 56, 66, 76	0.03	-	-	-	-
Sideroxylon capiri (A. DC.) Pittier	tempizque	DYSM 197	d, e, h, i, j	34, 37, 50, 67	0.22	0.18	0.07	0.12	0.36
SIMAROUBACEAE									
Simarouba amara Aubl.	aceituna	DYSM 156	a, b, e, f, i	29, 34, 37	0.12	_	-	-	-
URTICACEAE									
Cecropia obtusifolia Bertol.	guarumbo	MCGR 185	g, h, j	50, 24, 47	0.07	0.08	0.02	0.04	0.18
VERBENACEAE									
Lippia chiapasensis Loes.	guayabita agria	DAPM 75	g	-	0.02	0.64	0.32	0.71	0.89
ZYGOPHYLLACEAE									

Is Oncidium poikilostalix an invasive species? Population ecology and reproductive behavior of this epiphytic orchid in Chiapas, Mexico

Es Oncidium poikilostalix una especie invasora? Ecología poblacional y comportamiento reproductivo de esta orquídea epífita en Chiapas, México

Alfredo García-González^{1,4} , Frander B. Riverón-Giró¹ , Anne Damon¹ , José Raventós² . Osiris Aguilar-Romero³

ABSTRACT:

- El Colegio de la Frontera Sur (ECOS-UR), Unidad Tapachula, carretera Antiguo Aeropuerto km 2.5, 30700 Tapachula, Chiapas, México.
- 2 Universidad de Alicante, Departamento de Ecología, carretera de San Vicente del Raspeig s/n, 03690 Alicante, España.
- 3 Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No. 186, Col. Vicentina, Delegación Iztapalapa, 09340 Cd. Mx., México.
- 4 Author for correspondence: alfredmx22@gmail.com

Received: April 5, 2018. Reviewed: May 2, 2018. Accepted: June 8, 2018. Online first: August 20, 2018. Published: October 3, 2018.

To cite as:

García-González, A., F. B. Riverón-Giró, A. Damon, J. Raventós and O. Aguilar-Romero. 2018. Is Oncidium poikilostalix an invasive species? Population ecology and reproductive behavior of this epiphytic orchid in Chiapas, Mexico. Acta Botanica Mexicana 125: 215-230. DOI: 10.21829/abm125.2018.1370

DOI: 10.21829/abm125.2018.1370 **Background and Aims:** Biological invasions are considered as second to habitat loss as a cause of the extinction of species. The study of population dynamics is particularly relevant for species with expansive behavior. The aims of this study were to: (1) evaluate the population ecology of *Oncidium poikilos*talix in shaded coffee plantations in Mexico, (2) evaluate the reproductive behavior of O. poikilostalix in this habitat, and (3) determine whether this orchid should be considered as an invasive species.

Methods: During 2013-2015, most of the individuals of the Mexican population of O. poikilostalix (located south of the state Chiapas) were marked and measured. Additionally, the flower and fruit production (first flowering and repeated flowering), mortality and recruitment of new individuals were registered annually, and its potential distribution was modeled.

Key results: Within this period a population increase of 1.11% was observed, with a proportional increase in the number of flowers and fruits. There was a strong correlation between the leaf area of individuals and the production of flower spikes (R=0.690, p<0.001) and flowers (R=0.775, p<0.001). The number of mature individuals that had repeated flowering varied from 47.1% in 2013 to 22.5% in 2015. There was also correlation between the leaf area of individuals with the fact that they do not flower, flower once and repeated flowering ($X^2=277.65$, p<0.001). The Mexican population of O. poikilostalix is located on the northern limit of the potential distribution of this species.

Conclusions: It is unlikely that O. poikilostalix behaves as an invasive species. Despite being a locally abundant taxon, with an apparently healthy population established in traditional shaded coffee plantations, its distribution in Mexico is limited, which may represent a serious risk to its survival in the country.

Key words: conservation, demography, epiphytic orchids, flowering.

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: Las invasiones biológicas se consideran la segunda causa de extinción de especies después de la destrucción del hábitat. Cuando se trabaja con especies con una tendencia expansiva, los estudios de dinámica poblacional son particularmente relevantes. Los objetivos de este estudio fueron: (1) evaluar la ecología poblacional de *Oncidium poikilostalix* en cafetales de sombra en México, (2) evaluar el comportamiento reproductivo de O. poikilostalix en este hábitat, y (3) determinar si esta orquídea se debe considerar como una especie invasora.

Métodos: Durante 2013-2015 se marcaron y midieron la mayoría de los individuos de la población mexicana de O. poikilostalix (localizada al sur del estado de Chiapas). Además, se registraron anualmente la producción de flores y frutos (primera floración y floración repetida), la mortalidad y el reclutamiento de nuevos individuos, y se modeló su distribución potencial.

Resultados clave: Dentro de este periodo se observó un incremento poblacional de 1.11%, con un aumento proporcional en el número de flores y frutos. Existe una fuerte correlación entre el área foliar de los individuos, y la producción de espigas (R=0.690, p<0.001) y flores (R=0.775, p<0.001). El número de individuos adultos que tuvieron floración repetida varió de 47.1% en 2013 a 22.5% en 2015. También se encontró correlación entre el área foliar de los individuos y el hecho de que no florezcan, florezcan una vez, o presenten floración repetida ($X^2=277.65$, p<0.001). La población mexicana de O. poikilostalix se localiza en el límite norte de la distribución potencial de esta especie.

Conclusiones: Es poco probable que *O. poikilostalix* sea una especie invasora. A pesar de ser un taxon localmente abundante, con una población aparentemente sana establecida en cafetales tradicionales de sombra, su área de distribución en México aún es restringida, lo que puede representar un grave riesgo para su supervivencia en el país. Palabras clave: conservación, demografía, floración, orquideas epífitas.

Introduction

Biological invasions are considered on a global scale as second to habitat loss as a cause for the extinction of species (Lowe et al., 2004; González-Torres et al., 2012). Invasive species can cause alterations in the species composition and trophic structure of ecosystems, and /or, displacement of native species (González-Torres et al., 2012).

The IUCN (International Union for Conservation of Nature) defines invasive species as "exotic species that have been established in natural or semi-natural habitats, which are agents of change and threaten native biological diversity" (IUCN, 1999). The Global Strategy on Invasive Alien Species identifies the term as "exotic species whose establishment and expansion threaten ecosystems, habitats and other species, and that have negative economic and environmental effects" (McNeely, et al., 2001); thereby, the great importance of identifying whether a taxon has invasive behavior or not. In the case of orchids, the Global Compendium of Weeds (GCW) lists more than 90 species (Ackerman, 2007; AgWest and HEAR, 2011).

When working with species that show expansive behavior, population dynamics studies can be useful. A study of the natural dynamics of a population allows us to discover basic biological characteristics of a species by understanding the life cycle, which is fundamental to the description of a taxon (Caswell, 2001). Furthermore, through this type of study, it is possible to determine the principal factors that regulate the size of the chosen population (Harper and White, 1974; Solbrig, 1981). Population dynamics generally focus on the fluctuations of population size with time as a result of fecundity, growth and survival (Begon and Mortimer, 1981).

Shaded coffee plantations are one of the perennial agroecosystems that most resemble the conditions of the original forests, and function as refuges for numerous species of flora and fauna (Moguel and Toledo, 1999; Espejo et al., 2005; Manson et al., 2008; Leyequien and Toledo, 2009; Altamirano et al., 2011; Hágsater et al., 2015). Various studies suggest that many orchid species have found refuge in coffee plantations, as their natural habitats have

become depleted and fragmented and that these plantations may also function as biological corridors between the few remaining patches of natural forest ecosystems (Solano-Gómez et al., 2011; 2016).

In Mexico, one of the epiphytic orchid species that can be found exclusively in shaded coffee plantations is *Oncidium poikilostalix* (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Fig. 1A, B), a taxon that was reported as a new record for the country in 2008 (García-González et al., 2011; Solano-Gómez et al., 2011). This species grows mostly on Arabica coffee shrubs (*Coffea arabica* L.), initially showing characteristics inherent to invasive plant species, as it was apparently competing with other epiphytic orchid species in the area (García-González et al., 2013).

Considering these facts, the aims of this study were to: (1) evaluate the population ecology of *O. poikilostalix* in shaded coffee plantations in Mexico, (2) evaluate the reproductive behavior of *O. poikilostalix* in this habitat, and (3) determine whether this orchid should be considered as an invasive species.

MATERIALS AND METHODS

Study site and species characteristics

The study was carried out from 2013 to 2015, in a 20 year-old, traditional, shaded plantation of Arabica coffee (C. arabica), with a commercial polyculture system (Moguel and Toledo, 1999). The plantation is located within the rural community Fracción Montecristo, in the buffer zone of the Volcán Tacaná Biosphere Reserve, in the municipality of Cacahoatán, in the region of Soconusco, Chiapas, Mexico. The study area (15°5'31.5"N, 92°9'57.9"W; Fig. 2) is located at an elevation of 1410 m, with an annual rainfall of 3670 mm and average temperature of 20.7 °C (SEMARNAT and CONANP, 2013). Oncidium poikilostalix is a relatively small orchid, with basal-lateral inflorescences (1-2 per pseudobulb), and small yellow flowers with reddish-brown spots on the sepals, petals and labellum (Béhar and Tinschert, 1998; Atwood and Mora de Retana, 1999; Solano-Gómez et al., 2011).





Figure 1: *Oncidium poikilostalix* (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Orchidaceae), A. adult individual growing in a traditional shaded coffee plantation in the region of Soconusco, Chiapas, Mexico; B. flower spike with repeated flowering, a fruit, product of the first flowering, is observed.

Field study

In the selected coffee plantation, four plots were marked out, each measuring 20×20 m (400 m^2 ; 0.0400 ha). The largest part of the entire population of *O. poikilostalix* found in Mexico (Solano-Gómez et al., 2011) was included within these plots.

In July 2013, each individual of *O. poikilostalix* within the four plots was marked with a small, soft, aluminum label bearing a unique number. In this study, only those individuals of *O. poikilostalix* that were growing on coffee shrubs were considered, bearing in mind that there were few individuals growing on the shade trees

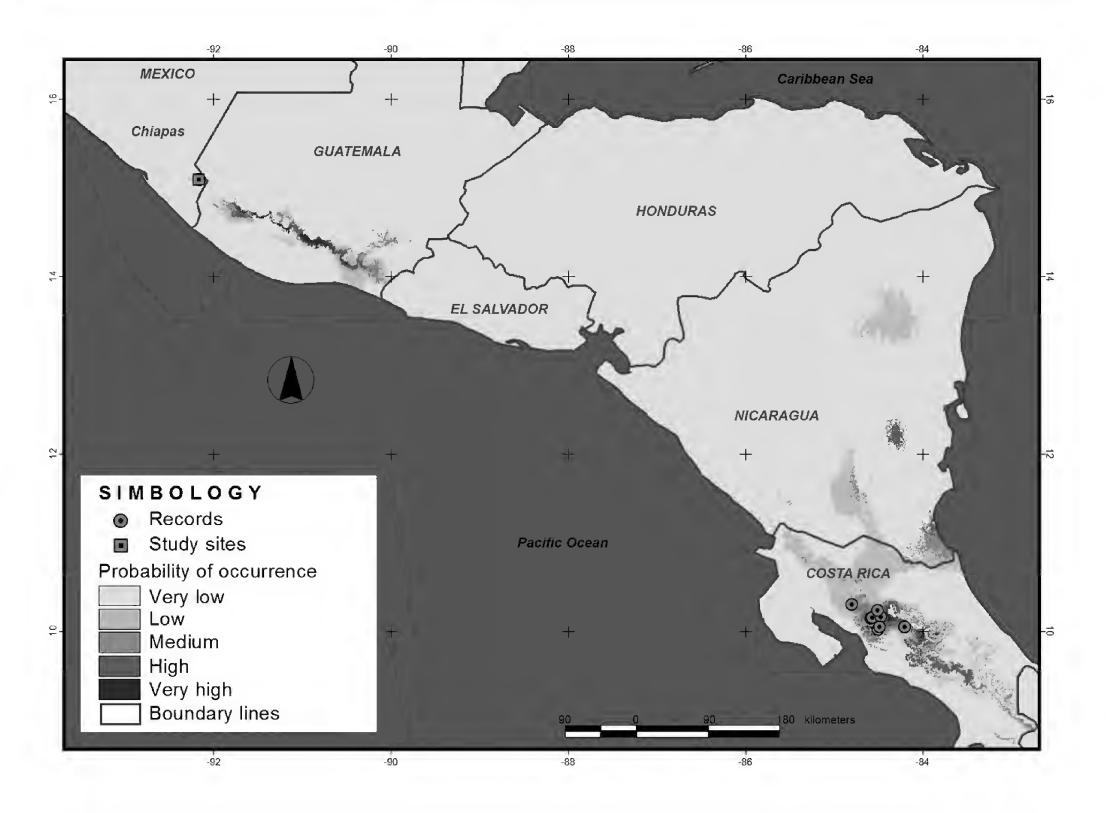


Figure 2: Oncidium poikilostalix (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Orchidaceae), records of its presence and potential distribution.

(less than 3% of the total population) (García-González et al., 2016), and those were mostly unhealthy (chlorotic, underdeveloped pseudobulbs, small, etoliated leaves, or without leaves).

Considering that the population behavior and response to environmental stimuli of a species probably varies between life stages (seedlings, juvenile plants, mature plants) (Larson, 1992; Zotz, 1998; Zotz and Schmidt, 2006), we defined four size categories (life stages) based on leaf area: S1: 0.01-2.12 cm², S2: 2.13-7.31cm², S3: 7.32-22.09 cm², S4: ≥22.1 cm². The S3 and S4 categories consist of mature, reproductive individuals. We measured the three largest leaves (length × width) of each individual and estimated the mean total foliar area per individual (Gregg and

Kéry, 2006; Mújica, 2008; González, 2010). We used leaf area as a state variable in all analyses because leaf area is generally a good predictor of the relative size of epiphytic orchids (Montalvo and Ackerman, 1987; Calvo, 1993; Mújica, 2008). The leaf area value obtained by this method is not a real value, but allows us to estimate the size changes through time. Each year we evaluated the status of all individuals marked in the previous year and new individuals were labeled and incorporated into the study.

During the three years of study, in October (the middle of the flowering period and the end of peak flowering; García-González et al., 2013), the number of *O. poikilostalix* individuals with repeated flowering were counted, along with the number and length of flower



spikes with repeated flowering (Fig. 1B), per individual, the total number of flower scars per spike, the number of flower scars with repeated flowering and the number of fruits produced by those spikes as a result of the first (principal) flowering (Fig. 1B). García-González et al. (2013) defined the repeated flowering as a second flowering that is produced on the same spikes, within the same year, in which the buds develop directly from the scars left from the first set of flowers, and even where fruits are present. Finally, in December (the end of the flowering period; García-González et al., 2013), the total number of flowering individuals in the population was counted, as well as number and length of flower spikes per individual, the total number of flowers produced (including repeated flowering) and the total number of fruits produced (including repeated flowering).

Potential distribution modeling of *O. poikilostalix*

A potential distribution model of *O. poikilostalix* was constructed using the software MaxEnt v. 3.3.3k (Phillips et al., 2006), which is an artificial intelligence method that is based on the principle of Maximum Entropy. Its operation is based on estimating the most uniform geographical distribution throughout the study area, with the restriction that the expected value for each environmental variable agrees with its empirical value (average value of the presence data set).

The model obtained can express the value of habitat suitability for the species, where a high value in a given cell indicates that it presents very favorable conditions for the presence of the species. In addition, the program provides response curves of the species to different environmental variables, provides the values of the variables that contribute most to the model, and estimates the importance of each variable through a Jackknife test, omission errors tables, the ROC curve (Receiver Operating Characteristic), and the AUC statistic (Area Under the Curve).

For the construction of the model, 16 records of the presence of *O. poikilostalix* were used (14 in Costa Rica and two in Mexico), that were directly generated

from field work, specialized literature and digital databases. We used 19 bioclimatic variables obtained from WorldClim (WorldClim, 2017) at a resolution of 1 km², generated from the interpolation of the monthly averages of the minimum, maximum and medium temperature and precipitation of the period 1960 to 1990 (Hijmans et al., 2005). Additionally, three topographic variables (elevation, slope and slope orientation) (USGS, 2018) were used at a resolution of 1 km². Finally, the model obtained was classified into five categories representing the probability of presence of *O. poikilostalix*.

Statistical analysis

As descriptive statistics, the mean and standard error were applied. Non-parametric statistics were used for the rest of the analyses. Relationships between the leaf area of individual and the production of flower spikes, flowers, and fruits were detected using Spearman's Rank Correlation Coefficient. To analyze different parameters and life stage data related to population dynamics and reproduction, the Chi², Mann-Whitney U, Kruskal-Wallis and Wilcoxon tests were used. The Generalized Linear Model was used to elucidate whether there was a relationship between the leaf area of the individuals and the fact that they did not flower, flowered once, and had repeated flowering. The analyses were carried out using the programs STATISTI-CA (StatSoft, 2018) v. 8.0 and JMP (SAS, 2018) v. 13.2.1.

RESULTS

Population dynamics of *O. poikilostalix*

In 2013, 1036 individuals of *O. poikilostalix* were labelled (Fig. 3), and a population increase of 1.11% was observed for 2015. The number of individuals for each life stage varied during the study period (Table 1), with reproductive adults II (S4) being the most abundant life stage (Fig. 3). The number of new individuals in the population also varied (Table 1), with more new individuals recruited during the period 2013-2014 (Fig. 3). Mortality due to natural causes (pests, diseases, climatic factors) was similar for both periods (Table 1), while the mortality

caused by traditional management practices was the same (Fig. 3). Some individuals of *O. poikilostalix* reached sexual maturity at one year or less. In the period 2013-2014, 53 individuals that were young plants in 2013 produced their first flowers in 2014 (47 S3 individuals, 6 S4 individuals), while in 2014-2015, 41 S3 individuals that were young plants in 2014 flowered for the first time in 2015.

Reproduction

In 2015, the highest number of flowering individuals of *O. poikilostalix* was registered (560 individuals; 48.61% of the population; Table 2), coinciding with the population increase (Fig. 3). The percentage of individuals that produced flowers in the three years (2013-2015) was similar. The number of flower spikes, flowers and fruits also increased (Table 2). In the case of the flower spikes, there was a significant difference between the number and length of flower spikes produced by S3 and S4 individuals (Table 1). There was a strong correlation between the leaf area of individuals and the production of flower spikes

(R=0.690, p<0.001) and flowers (R=0.775, p<0.001). On the other hand, correlations between the number of fruits, and the leaf area (R=0.290, p<0.001), number of flower spikes (R=0.435, p<0.001) and flowers (R=0.376, p<0.001), were not as strong as the mentioned before.

The total number of adult individuals that showed repeated flowering varied from 47.1% in 2013 to 22.5% in 2015 (Table 3), with differences between the S3 and S4 individuals with repeated flowering (Table 1). Repeated flowering generally occurred in individuals that flowered early (approximately June-July), leaving sufficient time for a second flowering. Of those individuals that repeated flowering in 2013, 117 (47.95%) also had repeated flowering in 2014, whilst of those that repeated flowering in 2014, 77 (33.48%) continued to do so in 2015. A total of 39 individuals registered repeated flowering in all three years of the study.

During the three years of study, differences were observed in the number of repeated flowering individuals that produce fruits and in the general number of flower

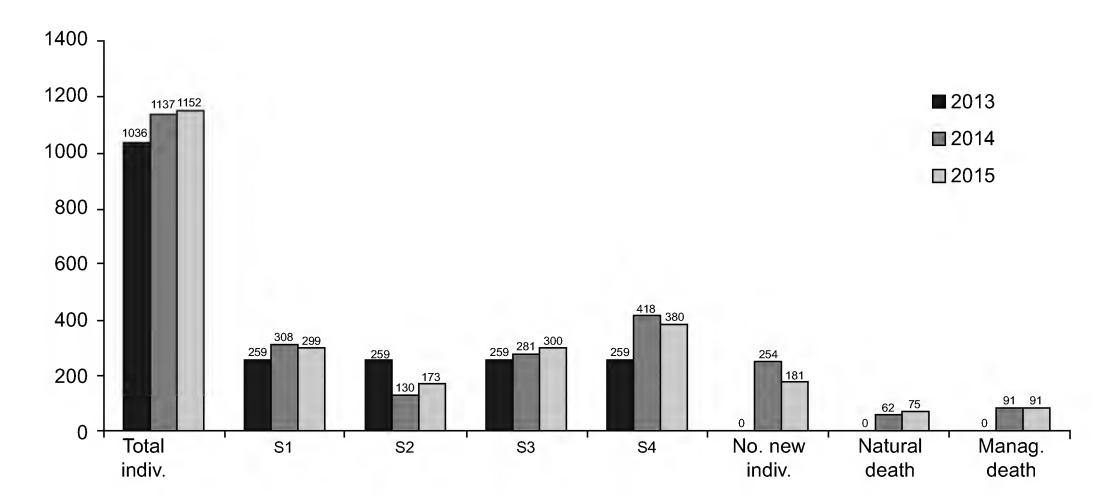


Figure 3: *Oncidium poikilostalix* (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Orchidaceae). Total number of individuals labelled per year (2013-2015) and number of individuals per life stage (young plant (S1), juvenile (S2), reproductive adult I (S3), reproductive adult II (S4)), in the population studied in the region of Soconusco, Chiapas, Mexico. Number of new individuals recruited into the population each year, and number of individuals that die per year, from natural causes (pests, diseases, climatic factors), or as a direct result of the traditional management practices of the coffee plantation.



Table 1: Statistical analysis and parameters considered in a population of *Oncidium poikilostalix* (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Orchidaceae), in the region of Soconusco, Chiapas, Mexico. S3: reproductive adult I; S4: reproductive adult II. In bold, the significant results are highlighted.

Parameters and life stage data analyzed during the three-year study	Statistical analysis	
Population dynamic		
Number of individuals per life stage, 2013, 2014 and 2015.	X ² =88.476, df=6, p<0.001	
Number of new individuals recruited into the population during 2014 and 2015.	X ² =5.835, df=1, p=0.016	
Number of individuals that died from natural causes (pests, diseases, climatic factors) (2013-2014 and 2014-2015).	X ² =0.528, df=1, p=0.468	
Reproduction		
Total number of flower spikes, comparing S3 and S4 individuals.	U=82268, z=23.500, p<0.001	
Length of flower spikes, comparing S3 and S4 individuals.	U=758827.5, z=34.876, p<0.001	
Number of individuals with repeated flowering, comparing S3 and S4 individuals.	X ² =253.042, df=1, p<0.001	
Total number of individuals with repeated flowering that produced fruits, comparing 2013, 2014 and 2015.	X ² =12.459, df=2, p=0.002	
Number of flower spikes with repeated flowering, comparing 2013, 2014 and 2015.	H=20.022, df=2, p<0.001	
Total number of flowers produced in the repeated flowering, comparing 2013, 2014 y 2015.	H=144.094, df=2, p<0.001	
Total number of fruits produced in the repeated flowering, comparing 2013, 2014 y 2015.	H=2.379, df=2, p=0.304	
Number of flowers produced in the repeated flowering, comparing S3 and S4 individuals.	U=101051.5, z=7.888, p<0.001	
Number of fruits produced in the repeated flowering, comparing S3 and S4 individuals.	U=27212.5, z=2.223, p=0.026	
Total number of fruits produced by individuals, comparing the first flowering and repeated flowering.	T=1976.5, z=15.415, p<0.001	

Table 2: General flowering data in reproductive adults I (S3) and II (S4) in a population of *Oncidium poikilostalix* (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Orchidaceae) studied in the region of Soconusco, Chiapas, Mexico, during a three year period (2013-2015) (± standard error).

Year	Number of	Number	Average	Number	Average	Number of	Number of	Average
	individuals	of flower	number of	of flowers	number of	individuals	fruits produced	number of
	that	spikes	flower spikes	produced	flowers per	that produced	(including	fruits produced
	flowered	produced	produced per	(including	individual that	fruits	those produced	per individual
			individual	repeated	flowered		in the repeated	that produced
				flowering)			flowering)	fruits
S3 indiv	iduals							
2013	184	346	1.88±0.085	2979	16.19±0.051	65	149	0.81 ± 0.072
2014	181	299	1.65±0.053	2563	14.16±0.048	38	63	0.35 ± 0.074
2015	221	433	1.96±0.057	3312	12 14.99±0.043 178 573		573	2.59±0.063
S4 individuals								
2013	244	1137	4.66±0.108	16234	66.53±0.033	118	436	1.79±0.039
2014	355	1586	4.47±0.086	21739	61.24±0.024	165	465	1.31±0.035
2015	339	1725	5.09±0.086	19687	58.07±0.027	303	2767	8.16±0.032

Table 3: Repeated flowering data in reproductive adults I (S3) and II (S4) in a population of *Oncidium poikilostalix* (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Orchidaceae) studied in the region of Soconusco, Chiapas, Mexico, during a three year period (2013-2015) (± standard error). Scars: marks left by the flowers from the first flowering.

Year	Number of	Number	Average	Number of	Number of	Average	Number of	Number	Average number
	individuals	of flower	number	flower scars	flowers that	number of	individuals	of fruits	of fruits per
	with	spikes with	of flower	in the spikes	had repeated	flowers per	that produced	produced by	individual that
	repeated	repeated	spikes per	with repeated	flowering	individual	fruits from	the repeated	produced fruits
	flowering	flowering	individual	flowering		with repeated	the repeated	flowering	in the repeated
						flowering	flowering		flowering
S3 indiv	viduals								
2013	60	108	1.8±0.241	856	355	5.92±0.336	5	8	1.6±0.400
2014	31	54	1.74±0.139	459	272	8.77±0.411	0	0	0
2015	23	31	1.35±0.102	247	80	3.48±0.360	0	0	0
S4 individuals									
2013	184	669	3.64±0.208	7490	3553	19.31±0.262	17	29	1.71±0.101
2014	199	635	3.19±0.168	7431	4200	21.11±0.229	36	43	1.48±0.069
2015	130	313	2.41±0.148	3457	1351	10.39±0.246	12	29	2.42±0.219

spikes with repeated flowering (Tables 1, 3). The total number of flowers produced in the repeated flowering was greater in S4 individuals (Table 3). However, the percentage of flowering was similar for S3 and S4 life stages, considering the total number of flowers produced in the repeated flowering and the total number of scars left by the first flowering (S3: 1562 first flowers, 707 second flowers, 45.26% of the nodes repeated flowering; S4: 18,378 first flowers, 9104 second flowers, 49.54% of the nodes repeated flowering; Table 3). The total number of flowers produced in the repeated flowering is variable between years and individuals of the S3 and S4 life stages (Table 1). Nonetheless, the number of fruits produced as a result of the second flowering is similar between years, although variable between individuals S3 and S4 (Table 1), with more fruits produced by S4 individuals (92.7% of the fruits) (Table 3). The global numbers of fruits produced in the first and second flowering are very different (first flowering: 97.55%; repeated flowering: 2.45%) (Tables 1-3). A correlation exists between the leaf area of individuals and the fact that they do not flower, flower once and flower twice (Fig. 4).

Potential distribution

The model obtained has an AUC of 0.998, which reflects a high reliability and that the distribution of the species is well explained by the environmental variables used. Oncidium poikilostalix has a high probability of presence in the areas near the collection sites in Mexico (Chiapas) and Costa Rica, as well as in the southwest of Guatemala and in a small region in the east of Nicaragua (Fig. 2). The potential areas of presence of this taxon show environmental ranges similar to those localities in which there are presence records (annual average temperatures of 26.06 °C and 2970 mm of rainfall). The Mexican population of this orchid is located in the northern limit of the potential distribution of the species (Fig. 2). Additionally, areas with a medium to low probability of presence were identified in the northeast and south of Nicaragua, and in northern Costa Rica (Fig. 2).

DISCUSSION

Oncidium poikilostalix was studied in Mexico for the first time in 2008-2009, where 1123 individuals were registered, of which 1060 (94.39%) were growing on coffee



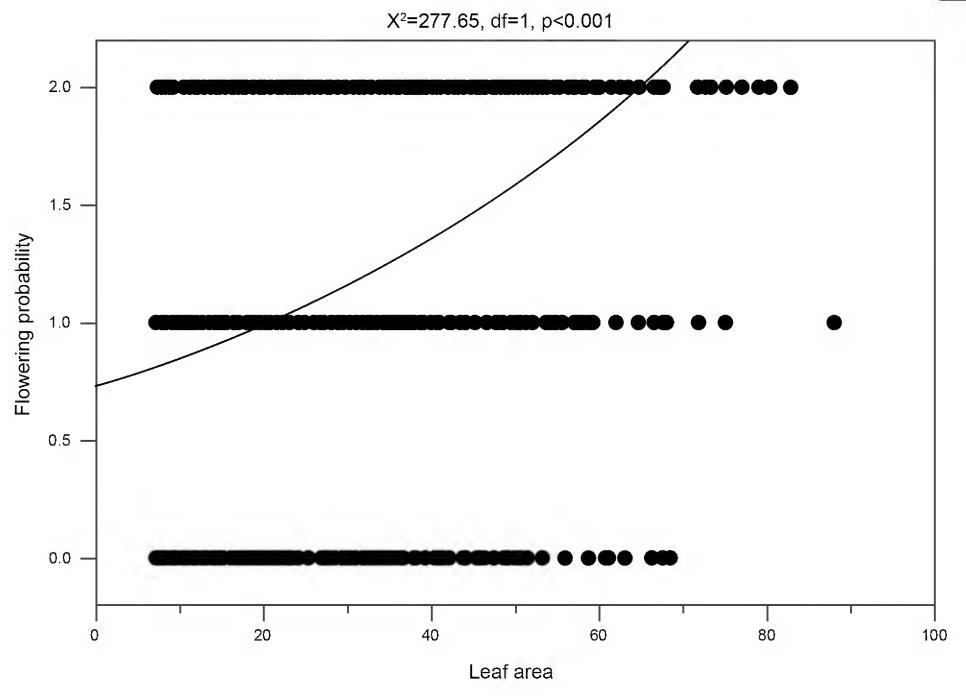


Figure 4: *Oncidium poikilostalix* (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (Orchidaceae). Correlation (Generalized Linear Model) between the leaf area of the individuals that did not flower, flowered once, and had repeated flowering.

shrubs (García-González et al., 2011). At that time, it was considered as an invasive species, displaying a high sexual reproductive rate (García-González et al., 2013). However, to date, in Mexico *O. poikilostalix* has only been found in two sites separated by circa 2.5 km, and with relatively small and concentrated populations (García-González et al., 2011; Solano-Gómez et al., 2011). Furthermore, our study shows that, although in traditional shaded coffee plantations *O. poikilostalix* can be considered a successful species and produces abundant fruits and seeds, population increase in eight years (2008-2015) probably is too slow for designation as an invasive species. In 2013, on coffee shrubs within the same study area, we found 24 less individuals than in 2008 (García-González et al., 2011), which could be due to traditional management

activities or, a consequence of the natural dynamics of the population. Additionally, the hypothesis of possible competition between *Oncidium poikilostalix* and *O. guatemalenoides* M.W. Chase & N.H. Williams (threatened species in the NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010); proposed by García-González et al. (2013) could not be confirmed nor rejected in this study. To do so, it would be necessary to study the population dynamics of *O. guatemalenoides*, compare the reproductive capacities, pollinators and mycorrhizal associations of both species, being important limiting factors for reproduction, germination and establishment of most orchids (Ackerman and Montalvo, 1990; Jersáková and Malinová, 2007; Damon and Valle-Mora, 2008; Hágsater et al., 2015). It should also be taken into account that, like many orchids,

O. guatemalenoides is a naturally scarce species, with small isolated populations (Soto-Arenas and Solano-Gómez, 2007). García-González et al. (2016) found in the study area 35 individuals of O. guatemalenoides that were living sympatrically with O. poikilostalix and were apparently healthy.

As for the life stages, there was abundant recruitment of new plants; in 2013-2014 and 2014-2015, on average 1.39 and 0.89 new plants were produced for every reproductive individual that produced fruits in 2013 and 2014, respectively. During the three-year study period, between 50% (2013) and 61.48% (2014) of the individuals were adult, compared to only 29.91% in 2008 (García-González et al., 2011). The data indicate that this population of *O. poikilostalix* is mature and dynamic, with a healthy rate of recruitment and replacement, and the high proportion of mature individuals would be influential in the reproduction and expansion of the species, being the most important life stage for orchids (Zotz, 1998; Winkler and Hietz, 2001; Mondragón, 2009).

It is possible that some of the new young plants found had germinated from seeds from plants outside the study population, although the greater part of the population in this site was included in the study. It is also possible that some of those young plants were simply overlooked during the first census. Some of the new plants could have originated from seeds from the same population, but that had remained latent for more than one year; however, for epiphytic orchids little is known about seed latency or the first, microscopic stages of in situ germination (Raventós et al., 2015). We do know, however, that the seeds of the majority of orchids (including O. poikilostalix) are dispersed by air, and can be carried great distances (Arditti and Abdul Ghani, 2000; Hágsater et al., 2015), although most fall close to the mother plant (Machon et al., 2003; Trapnell et al., 2004; Jersáková and Malinová, 2007; Winkler et al., 2009; Chung et al., 2011).

Supporting observations made by García-González et al. (2011), under the prevailing conditions of traditional management in the coffee plantation studied, mortality of *O. poikilostalix*, both by natural causes (pests, diseases,

climatic factors) or directly due to management activities, had no impact upon population equilibrium. In the periods 2013-2014 and 2014-2015, for every plant that died, 1.66 and 1.09 new young plants were recruited, respectively.

Typically, epiphytic orchids tend to grow and mature slowly (Hernández-Apolinar, 1992; Larson, 1992; Zotz, 1998; Winkler and Hietz, 2001; Schmidt and Zotz, 2002); however, O. poikilostalix does not conform to that standard. During the period 2013-2014, 20.46% of O. poikilostalix individuals classified as young plants in 2013 reached maturity in 2014, while for 2014-2015, the value was 13.31%. Hágsater et al. (2015) commented that little is known about the biology of twig epiphytes, but that within this group, precocious maturity (from a few months to one year after germination) and short generation times (1-5 years) have been observed, being phenomena that are rare for others epiphytic orchids. For example, average life expectancy for the twig epiphyte Tolumnia variegata (Sw.) Braem is only 2.7 years (Meléndez and Ackerman, 1993), while, Erycina pusilla (L.) N.H. Williams & M.W. Chase, E. crista-galli (Rchb. f.) N.H. Williams & M.W. Chase, and possibly *Ionopsis utricularioides* (Sw.) Lindl., are species capable of germinating and flowering within one year (Mondragón et al., 2007; Hágsater et al., 2015).

In Mexico, *O. poikilostalix* is a species with elevated percentages of flowering individuals, with values of between 76.68% and 82.63% in this study, and between 95.86% and 99.53% reported by García-González et al. (2013). *Telipogon helleri* (L.O. Williams) N.H. Williams & Dressler is another twig epiphyte that grows in shaded coffee plantations in the Soconusco region, and at 97.78%, has a similarly high percentage of flowering individuals (García-González and Damon, 2013). The length and number of flowers produced by flower spikes of *O. poikilostalix* are directly proportional to the size of the individual. In other epiphytic orchid species, it has also been observed that the largest most vigorous individuals are those that produce the most and the largest reproductive structures (Solís-Montero et al., 2005).

The production of fruits was variable across the three-year study period. In 2013, 2014 and 2015, 42.76%,



37.87% and 85.89% of the flowering plants produced fruits, respectively. The values obtained in this study for percentage of pollination (relation between the number of flowers produced and the number of fruits obtained) are similar to those reported by García-González et al. (2013) for O. poikilostalix. In 2013 and 2014, 3.04% and 2.17% of the flowers were pollinated and thus produced fruits, whereas in 2015, 14.52% of the flowers were pollinated. These percentages do not agree with the values reported as typical for tropical orchids that produce nectar by Neiland and Wilcock (1998), being lower in 2013 and 2014 and higher in 2015. The unusually high percentage of pollination in 2015 could have occurred as a consequence of a natural peak in flowering and fruiting, which occasionally occurs due to coinciding factors, such as temperature, humidity, winds, etc., which are favorable to the plant, the pollinator, or both. The literature includes data for other miniature species of twig epiphytic orchids that also grow on coffee shrubs in Soconusco coffee plantations, for example Telipogon helleri with 23.76% pollination (García-González and Damon, 2013), and a study of the pollination of Notylia barkeri Lindl. and E. crista-galli, carried out in two phases, gave 1.23% and 1.48% pollination (Damon and Valle-Mora, 2008) and three years later 4.9 and 4.4%, respectively (Pérez-Hernández et al., 2011). This is also an example of how coincident environmental factors can affect pollination rates, and in this case, cause a similar increase in two different species. In shaded coffee plantations in Veracruz, percentage of pollination of the miniature orchid Scaphyglottis livida (Lindl.) Schltr. and the larger species Maxillaria densa Lindl. was 35.5% and 18.2%, respectively (Solís-Montero et al., 2005). Generally, the growth of populations of epiphytic orchids depends upon fruit production (Ackerman et al., 1996), but fruit production is limited by a variety of factors that may not be mutually exclusive or immediately evident, such as a lack or scarcity of pollinators, herbivory and/ or limited resources (water, nutrients, mycorrhizal fungi) available for the mother plant (Ackerman and Montalvo, 1990; Rathcke, 2001; Tremblay et al., 2005; Jersáková et al., 2006). It has been observed that orchids that produce

nectar tend towards higher percentage of pollination than those that do not (Ackerman et al., 1994; Neiland and Wilcock, 1998; Smithson and Gigord, 2001); although it is likely that *O. poikilostalix* does not produce nectar, it does offer a reward of oil for its pollinators (Dressler, 1993), which could function in a similar manner.

The pollinator of *O. poikilostalix* is not known. García-González et al. (2013) found that in the studied region the species is visited by the small bee *Trigona fulviventris* Guérin-Meneville, but they were not seen while removing the pollinaria. Besides, it is known that these insects frequently behave as a robber of nectar and/or pollen, interfering with or competing with legitimate pollinators (Reyes-Novelo, 2004).

The phenomenon of repeated flowering in *O. poi-kilostalix* had been registered by García-González et al. (2013), and is uncommon within the orchid family. It is necessary to analyze the anatomical characteristics of the flower spikes of this orchid, and the physiology behind the repeated flowering, in order to understand this phenomenon. Probably, the floral buds develop from axillary buds subtended by inflorescence bracts, and not exactly from the scars of the first flowering episode, as was suggested by García-González et al. (2013).

As a result of this study we can confirm that repeated flowering in O. poikilostalix occurs regularly in this population, mainly involving the largest individuals with the greatest leaf area, and that the phenomenon was also observed in O. guatemalenoides, a coexisting, morphologically similar species (Soto-Arenas and Solano-Gómez, 2007; Solano-Gómez et al., 2011). Observations in the field suggest that a few flower spikes, in the largest individuals, may even repeat flowering three times, although it was not possible to confirm the extent to which this occurs. Repeated flowering, using the same flower spikes benefits the plant by extending the life of the flower structure increasing the likelihood of pollination (Castro et al., 2008), and is a more efficient use of the investment of possibly limited resources in the development of flower structures (García-González et al., 2013). Nonetheless, the number of fruits derived from the second

flowering was low compared to the first flowering with a maximum of 8.14% in 2014, and minimum of 0.87% in 2015, of the total fruits produced by all the adult individuals within the population per year. If the number of fruits produced in second flowering is analyzed, but only including within the analysis adult individuals that had repeated flowering and produced fruits (not all the adult individuals with repeated flowering produced fruits), the percentages oscillate between 13.15% in 2014 and 2.57% in 2015. Repeated flowering is maybe a recent and unconsolidated adaptation in the evolution of O. poikilostalix. The individuals with repeated flowering possibly use the major part of their nutrient reserves during the first flowering and are then unable to support the fruits produced during second flowering. Furthermore, although the flowers look identical to those of the first flowering (García-González et al., 2013), it is possible that flowers formed during the repeated flowering suffer from some kind of physiological or structural disadvantage or deformity, or will be of a size not appropriate for the pollinators. These hypotheses need to be tested by further studies.

Despite the fact that O. poikilostalix continues to be locally abundant and with an apparently healthy population, its distribution in Mexico remains confined to the study area. In eight years, since its arrival in Mexico in 2008 approximately (García-González et al., 2011; Solano-Gómez et al., 2011) until completion of the study in 2015, the species did not significantly expand its distribution area in the country. Moreover, it is important to consider the bordering location of the Mexican population of O. poikilostalix (on the northern limit of its potential distribution), which is separated and relatively far from the closest continuous block of potential distribution of the species, located in Guatemala. Apparently, for the moment this Mexican region meets the right conditions for the development of O. poikilostalix. Probably, before the arrival of this species in the coffee plantations of southern Chiapas, the biotic, microclimatic and/or environmental factors suitable for the development of this plant did not exist, and the variation in the prevailing conditions may be related to climate change. However, long-term studies focused on this particular issue are essential, to be able to ensure this fact with certainty. In addition, despite the adequate environmental conditions existing for the species in this area, it must be considered that the survival of *O. poikilostalix* in Mexico is seriously threatened, as a consequence of different intensive management activities that are becoming generalized in shade coffee plantations of the Soconusco region (García-González et al., 2017).

Taking into account the current data, a reevaluation of the O. poikilostalix status in Mexico is justified, having been considered erroneously as an invasive species by García-González et al. (2013). Oncidium poikilostalix should be treated as a species that shows "range expansion", which is the process by which species (both native and exotic) expand to new areas (usually new regions, rather than movements at local scale) as a result of natural or mediated by human dispersions, mainly in areas modified by anthropic action (Richardson et al., 2011). In addition, the success of plants in today's world basically depends on having characteristics that allow them to exploit the increasingly anthropized and eutrophic landscape (Thompson and Davis, 2011). The information obtained with this investigation could be used for the elaboration and implementation of programs for the management and conservation of biodiversity in coffee plantations.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All the authors contributed equally in the elaboration of this work, except for the field work, which was carried out entirely by the first two authors.

FUNDING

This work was funded by the National Council for Science and Technology (CONACYT), Mexico, and El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). The organization IDEA WILD provided the necessary equipment.

ACKNOWLEDGEMENTS

To Nelson Pérez Miguel, for invaluable help with the field work. To the coffee producers of the Fracción Montecristo community for allowing us access to their plantations.



LITERATURE CITED

- Ackerman, J. D. 2007. Invasive orchids: weeds we hate to love? Lankesteriana 7(1-2): 19-21. DOI: https://doi.org/10.15517/lank.v7i1-2.18386
- Ackerman, J. D. and A. M. Montalvo. 1990. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. Ecology 71(1): 263-271. DOI: https://doi.org/10.2307/1940265
- Ackerman, J. D., J. A. Rodríguez-Robles and E. J. Melendez. 1994. A meager nectar offering by an epiphytic orchid is better than nothing. Biotropica 26(1): 44-49. DOI: https://doi.org/10.2307/2389109
- Ackerman, J. D., A. Sabat and J. K. Zimmerman. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. Oecologia 106(2): 192-196. DOI: https://doi.org/10.1007/bf00328598
- AgWest and HEAR. 2011. Global Compendium of Weeds (GCW). Data & weed expertise (AgWest) and the Hawaiian Ecosystems at Risk project (HEAR). http://www.hear.org/gcw/index.html (consulted May, 2018).
- Altamirano, M. A., P. L. Enríquez, J. L. Rangel, C. García and C. Tejeda. 2011. La ruta del café y la diversidad de las aves. Biodiversitas 96: 11-16.
- Arditti, J. and A. K. Abdul Ghani. 2000. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. New Phytologist 145(3): 367-421. DOI: https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
- Atwood, J. T. and D. E. Mora de Retana. 1999. Family No. 39 Orchidaceae: Tribe Maxillarieae: subtribes Maxillariinae and Oncidiinae. Fieldiana Botany 40: 1-82.
- Begon, M. and M. Mortimer. 1981. Population ecology: A unified study of animals and plants. Blackwell Science. Oxford, UK. 200 pp.
- Béhar, M. and O. Tinschert. 1998. Guatemala y sus orquídeas. Bancafé. Guatemala, Guatemala. 240 pp.
- Calvo, R. N. 1993. Evolutionary demography of orchids: Intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. Ecology 74(4): 1033-1042. DOI: https://doi.org/10.2307/1940473
- Castro, S., P. Silveira and L. Navarro. 2008. Effect of pollination on floral longevity and costs of delaying fertilization in

- the outcrossing *Polygala vayredae* Costa (Polygalaceae). Annals of Botany 102(6): 1043-1048. DOI: https://doi.org/10.1093/aob/mcn184
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. 2nd. ed. Sinauer Associates. Massachusetts, USA. 722 pp.
- Chung, M. Y., J. D. Nason and M. G. Chung. 2011. Significant demographic and fine-scale genetic structure in expanding and senescing populations of the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii* (Orchidaceae). American Journal of Botany 98(12): 2027-2039. DOI: https://doi.org/10.3732/ajb.1100094
- Damon, A. and J. Valle-Mora. 2008. Retrospective spatial analysis of the pollination of two miniature epiphytic orchids with different pollination strategies in a coffee plantation in Soconusco, Chiapas, Mexico. Botanical Journal of the Linnean Society 158(3): 448-459. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00857.x
- Dressler, R. L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press. Portland, USA. 330 pp.
- Espejo, A., A. R. López-Ferrari, R. Jiménez and L. Sánchez. 2005. Las orquídeas de los cafetales en México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. Revista de Biología Tropical 53(1-2): 73-84.
- García-González, A. and A. Damon. 2013. Abundancia, distribución en los forófitos y producción de frutos de la primera población de *Telipogon helleri* (Orchidaceae) descubierta en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 84(3): 894-900. DOI: https://doi.org/10.7550/rmb.33703
- García-González, A., A. Damon, L. G. Esparza and J. Valle-Mora. 2011. Population structure of *Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), in coffee plantations in Soconusco, Chiapas, Mexico. Lankesteriana 11(1): 23-32. DOI: https://doi.org/10.15517/lank.v11i1.18312
- García-González, A., A. Damon, F. A. Iturbide and V. Olalde-Portugal. 2013. Reproduction of *Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), potentially invading coffee plantations in Soconusco, Chiapas, Mexico. Plant Ecology and Evolution 146(1): 36-44. DOI: https://doi.org/10.5091/plecevo.2013.674
- García-González, A., A. Damon, J. Raventós, F. B. Riverón-Giró, E. Mújica and L. Solís-Montero. 2017. Impact

- of different shade coffee management scenarios, on a population of *Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), in Soconusco, Chiapas, Mexico. Plant Ecology and Diversity 10(2-3): 185-196. DOI: https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1315840
- García-González, A., A. Damon, F. B. Riverón-Giró and I. Ávila-Díaz. 2016. Circular distribution of three species of epiphytic orchids in shade coffee plantations, in Soconusco, Chiapas, Mexico. Plant Ecology and Evolution 149(2): 189-198. DOI: https://doi.org/10.5091/plecevo.2016.1150
- González, E. 2010. Dinámica de las poblaciones estructuradas en clases de vida de dos especies de la familia Orchidaceae: *Broughtonia cubensis* (Lindley) Cogniaux y *Dendrophylax lindenii* (Lindley) Bentham ex Rolfe, en el Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, Cuba. Modelos matriciales de proyección lineal. Tesis de doctorado. Universidad de Alicante. Alicante, España. 119 pp.
- González-Torres, L. R., R. Rankin and A. Palmarola (eds.). 2012. Plantas invasoras en Cuba. Bissea 6(special issue 1): 1-137.
- Gregg, K. B. and M. Kéry. 2006. Comparison of size vs. life-state classification in demographic models for the terrestrial orchid *Cleistes bifaria*. Biological Conservation 129(1): 50-58. DOI: https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.044
- Hágsater, E., M. A. Soto, G. A. Salazar, R. Jiménez, M. A.López and R. L. Dressler. 2015. Las orquídeas de México.2nd. ed. Instituto Chinoín. Cd. Mx., México. 304 pp.
- Harper, J. L. and J. White. 1974. The demography of plants. Annual Review of Ecology and Systematics 5: 419-463. DOI: https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.002223
- Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Cd. Mx., México. 86 pp.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25(15): 1965-1978. DOI: https://doi.org/10.1002/joc.1276

- IUCN. 1999. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. International Union for the Conservation of Nature. Species 31/32: 28-42.
- Jersáková, J. and T. Malinová. 2007. Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids. New Phytologist 176(2): 237-240. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x
- Jersáková, J., S. D. Johnson and P. Kindlmann. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. Biological Reviews 81(2): 219-235. DOI: https://doi.org/10.1017/S1464793105006986
- Larson, R. J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. Selbyana 13: 50-56.
- Leyequien, E. and V. M. Toledo. 2009. Floras y aves de cafetales: Ensambles de biodiversidad en paisajes humanizados. Biodiversitas 83: 7-10.
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas and M. De Poorter. 2004. 100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database. Global Invasive Species Programme (GISP), International Union for Conservation of Nature (IUCN). Auckland, New Zealand. 11 pp.
- Machon, N., P. Bardin, S. J. Mazer, J. Moret, B. Godelle and F. Austerlitz. 2003. Relationship between genetic structure, and seed and pollen dispersal, in the endangered orchid *Spiranthes spiralis*. New Phytologist 157(3): 677-687. DOI: https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00694.x
- Manson, R. H., A. Contreras and F. López-Barrera. 2008. Estudios de la biodiversidad en cafetales. In: Manson, R. H., V. Hernández-Ortiz, S. Gallina and K. Mehltreter (eds.). Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación. Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), Instituto Nacional de Ecología (INE)-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Cd. Mx., México. Pp. 1-14.
- McNeely, J. A., H. A. Mooney, L. E. Neville, P. Schei and J. K. Waage (eds.). 2001. Estrategia mundial sobre especies exóticas invasoras. Global Invasive Species Programme (GISP). International Union for the Conservation of Nature (IUCN). Gland, Suiza and Cambridge, UK. 55 pp.



- Meléndez, E. J. and J. D. Ackerman. 1993. The effects of a rust infection on fitness components in a natural population of *Tolumnia variegata* (Orchidaceae). Oecologia 94(3): 361-367. DOI: https://doi.org/10.1007/BF00317110
- Moguel, P. and V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. Conservation Biology 13(1): 11-21. DOI: https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97153.x
- Mondragón, D. 2009. Population viability analysis for *Guarianthe aurantiaca*, an ornamental epiphytic orchid harvested in Southeast Mexico. Plant Species Biology 24(1): 35-41. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00230.x
- Mondragón, D., C. Maldonado and R. Aguilar-Santelises. 2007. Life history and demography of a twig epiphyte: A case study of *Erycina crista-galli* (Orchidaceae). Selbyana 28(2): 137-144.
- Montalvo, A. M. and J. D. Ackerman. 1987. Limitations to fruit production in *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). Biotropica 19(1): 24-31.
- Mújica, E. 2008. Ecología de las orquídeas epífitas *Broughtonia cubensis* (Lindley) Cogniaux, *Dendrophylax lindenii* (Lindley) Bentham et Rolfe y *Encyclia bocourtii* Mújica et Pupulin en el Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, Cuba. Análisis espacio-temporal e implicaciones del impacto de un fenómeno atmosférico severo. Tesis de doctorado. Universidad de Alicante. Alicante, España. 302 pp.
- Neiland, M. R. and C. Wilcock. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. American Journal of Botany 85(12): 1675-1671. DOI: https://doi.org/10.2307/2446499
- Pérez-Hernández, H., A. Damon, J. Valle-Mora and D. Sánchez-Guillen. 2011. Orchid pollination: specialization in chance? Botanical Journal of the Linnaean Society 165(3): 251-266. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01109.x
- Phillips, S. J., R. P. Anderson and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190(3-4): 231-259. DOI: https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

- Rathcke, B. J. 2001. Pollination and predation limit fruit set in a shrub, *Bourreria succulenta* (Boraginaceae), after hurricanes on San Salvador Island, Bahamas. Biotropica 33(2): 330-338. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00184.x
- Raventós, J., E. González, E. Mújica and D. F. Doak. 2015. Population viability analysis of the epiphytic ghost orchid (*Dendrophylax lindenii*) in Cuba. Biotropica 47(2): 179-189. DOI: https://doi.org/10.1111/btp.12202
- Reyes-Novelo, E. 2004. Fauna de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea). In: García-Aldrete, A. N. and R. Ayala (eds.). Artrópodos de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Cd. Mx., México. Pp. 193-219.
- Richardson, D. M., P. Pyšek and J. T. Carlton. 2011. A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: Richardson, D. M. (ed.). Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton. Wiley-Blackwell. Oxford, UK. Pp. 409-420.
- SAS. 2018. JMP Statistical Discovery. SAS Institute Inc. http://www.jmp.com/es/ (consulted May, 2018).
- Schmidt, G. and G. Zotz. 2002. Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: a demographic approach. Journal of Vegetation Science 13(4): 527-534. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02079.x
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación, 2nd. ed. Cd. Mx., México. http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf
- SEMARNAT and CONANP. 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Cd. Mx., México. Pp. 208.
- Smithson, A. and L. D. B. Gigord. 2001. Are there fitness advantages in being a rewardless orchid? Reward supplementation experiments with *Barlia robertiana*.

- Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 268(1475): 1435-1441. DOI: https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1705
- Solano-Gómez, R., A. Damon, G. Cruz-Lustre, L. Jiménez-Bautista, S. Avendaño-Vázquez, V. Bertolini, R. Rivera-García and G. Cruz-García. 2016. Diversity and distribution of the orchids of the Tacaná-Boquerón region, Chiapas, Mexico. Botanical Sciences 94(3): 625-656. DOI: https://dx.doi.org/10.17129/botsci.589
- Solano-Gómez, R., R. Jiménez and A. Damon. 2011. Two new records and one rediscovery for Orchidaceae of Mexico. Acta Botanica Mexicana 96: 59-72. DOI: https://doi.org/10.21829/abm96.2011.259
- Solbrig, O. T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. Evolution 35(6): 1080-1093. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1981.tb04977.x
- Solís-Montero, L., A. Flores-Palacios and A. Cruz-Angón. 2005. Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in Central Veracruz, Mexico. Conservation Biology 19(3): 908-916. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00482.x
- Soto-Arenas, M. A. and A. R. Solano-Gómez. 2007. Ficha técnica de *Sigmatostalix guatemalensis*. In: Soto-Arenas, M. A. (comp.). Información actualizada sobre las especies de orquídeas del PROYNOM-059-ECOL-2000. Instituto Chinoín, A.C., Herbario AMO. Database Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB)- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Project No. W029. Cd. Mx., México. http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/ise/fichasnom/Sigmatostalixguatemalensis00.pdf (consulted February, 2017).
- StatSoft, 2018. STATISTICA Features Overview. TIBCO Software Inc. http://www.statsoft.com/Products/STATISTICA-Features (consulted May, 2018).

- Thompson, K. and M. A. Davis. 2011. Why research on traits of invasive plants tells us very little. Trends in Ecology and Evolution 26(4): 155-156. DOI: https://doi.org/10.1016/j. tree.2011.01.007
- Trapnell, D. W., J. L. Hamrick and J. D. Nason. 2004. Three-dimensional fine-scale genetic structure of the neotropical epiphytic orchid *Laelia rubescens*. Molecular Ecology 13(5): 1111-1118. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02148.x
- Tremblay, R. L., J. D. Ackerman, J. K. Zimmerman and R. N. Calvo. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. Botanical Journal of the Linnean Society 84(1): 1-54. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x
- USGS. 2018. U.S Geological Survey Hydro.1k. United States Geological Survey. http://usgs.gov (consulted May, 2018).
- Winkler, M. and P. Hietz. 2001. Population structure of three epiphytic orchids (*Lycaste aromatica*, *Jacquiniella leucomelana* and *J. teretifolia*) in a Mexican humid montane forest. Selbyana 22(1): 27-33.
- Winkler, M., K. Hülber and P. Hietz. 2009. Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. Annals of Botany 104(5): 995-1004. DOI: https://doi.org/10.1093/aob/mcp188
- WorldClim. 2017. Free climate data for ecological modeling and GIS. WorldClim-Global Climate Data. http://www.worldclim.org/ (consulted November, 2017).
- Zotz, G. 1998. Demography of the epiphyte orchid, *Dimerandra emarginata*. Journal of Tropical Ecology 14(6): 725-741. DOI: https://doi.org/10.1017/S0266467498000534
- Zotz, G. and G. Schmidt. 2006. Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. Biological Conservation 129(1): 82-90. DOI: https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.07.022



Pachyphytum confusum (Crassulaceae), una especie nueva del suroeste del estado de Guanajuato, México

Pachyphytum confusum (Crassulaceae), a new species from the southwest of the state of Guanajuato, Mexico

Emmanuel Pérez-Calix^{1,4} , Jesús Israel Guadián-Marín² , Ignacio García-Ruiz³

- I Instituto de Ecología, A.C., Red de Diversidad Biológica del Occidente Mexicano, Centro Regional del Bajío, Avenida Lázaro Cárdenas 253, Col. Centro, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.
- 2 Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato, Aldana 12, Col. Pueblito de Rocha, 36040 Guanajuato, Guanajuato, México.
- 3 Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR) Unidad Michoacán, Justo Sierra 28, Col. Centro, 59510 Jiquilpan, Michoacán, México.
- 4 Autor para la correspondencia: emmanuel.perezcalix@inecol.mx

Recibido: 8 de junio de 2018. Revisado: 19 de junio de 2018. Aceptado: 29 de junio de 2018. Primero en línea: 6 de agosto de 2018. Publicado: 3 de octubre de 2018.

Citar como:

Pérez-Calix, E., J. I. Guadián-Marín e I. García-Ruiz. 2018. *Pachyphytum confusum* (Crassulaceae), una especie nueva del suroeste del estado de Guanajuato, México. Acta Botanica Mexicana 125: 231-238. DOI: 10.21829/abm125.2018.1401

DOI: 10.21829/abm125.2018.1401

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: *Pachyphytum* (Crassulaceae) es un género endémico del centro de México; incluye plantas colgantes y suculentas que habitan riscos y taludes. La información taxonómica de *Pachyphytum* está incluida en obras generales de Crassulaceae y en una serie de artículos en los que se describen especies nuevas. A nivel regional, está contenida en el tratamiento de la familia Crassulaceae para la Flora del Bajío y de regiones adyacentes. El objetivo de este trabajo es nombrar y describir una especie nueva de *Pachyphytum* con base en plantas colectadas en el suroeste del estado de Guanajuato. **Métodos:** Se efectuaron excursiones a una de las localidades de donde se registró la planta en la Sierra

Métodos: Se efectuaron excursiones a una de las localidades de donde se registró la planta en la Sierra de Pénjamo, y a la localidad tipo de *Pachyphytum machucae*. Se realizaron las descripciones de las plantas colectadas y se preparó un cuadro comparativo, se hizo una investigación en la literatura buscando especies semejantes morfológicamente.

Resultados clave: Se propone a *Pachyphytum confusum* como especie nueva para la ciencia, se compara con *P. machucae* y *P. glutinicaule* con las que muestra semejanzas morfológicas. Se le asigna el estatus de conservación de Vulnerable (VU).

Conclusiones: No obstante que *Pachyphytum* consta de 21 especies, interpretar sus relaciones ha sido complicado, en su última revisión se optó por considerar dos secciones, *Pachyphytum* y *Diotostemon*; la especie nueva se ubica en la primera. A los ejemplares de *Pachyphytum* colectados en la Sierra de Pénjamo, se les confundió hasta ahora con *P. machucae*, pero su comparación evidenció diferencias significativas para considerarlos entidades distintas. Otra especie con la que se asemeja, que presenta corolas más grandes que el cáliz, es *Pachyphytum glutinicaule*; sin embargo, presentan diferencias en los pétalos, en las brácteas y en las hojas. En algunas publicaciones se discute la inconsistencia de la clasificación infragenérica, criterio que se enfatiza con el descubrimiento de *Pachyphytum confusum*.

Palabras clave: Diotostemon, Pachyphytum machucae, Pachyphytum glutinicaule, Pénjamo.

ABSTRACT:

Background and Aims: *Pachyphytum* (Crassulaceae) is a genus endemic to central Mexico, consisting of hanging and succulent plants that grow on cliffs and slopes. The taxonomic information of *Pachyphytum* is included in general works on Crassulaceae and a series of articles describing new species. At a regional level, it is included in the treatment of the family Crassulaceae for the Flora del Bajío y de regiones advacentes. The aim of this work is to name and describe a new species of *Pachyphytum* based on plants collected in the southeast of the state of Guanajuato.

Methods: Excursions were realized to one of the localities in the Sierra de Pénjamo from where the plant was registered, as well as to the type locality of *Pachyphytum machucae*. Descriptions of the collected plants and a comparative table were prepared, and the literature was searched for morphologically similar species.

Key results: *Pachyphytum confusum* is proposed as a species new to science and is compared with *P. machucae* and *P. glutinicaule* which it resembles morphologically. The conservation status of Vulnerable (VU) is assigned.

Conclusions: Despite the fact that *Pachyphytum* consists of 21 especies, it is difficult to interprete their relationships; in its last revision two sections were considered; *Pachyphytum* and *Diotostemon*; the new species belongs to the first one. The specimens collected in the Sierra de Pénjamo were previously confused with *P. machucae*, but their comparison showed significant differences in order to consider them as a distinct species. *Pachyphytum glutinicaule*, another species which it resembles, has a corolla longer than the calyx; however, both species show differences in its petals, bracts and leaves. The inconsistency of the infrageneric classification is discussed in several publications, which is emphasized by the discovery of *Pachyphytum confusum*.

Key words: Diotostemon, Pachyphytum machucae, Pachyphytum glutinicaule, Pénjamo.

Introducción

Pachyphytum Link, Klotsch & Otto (Crassulaceae) es un género endémico del centro de la República Mexicana (Pérez-Calix, 2008); así, 13 de sus 21 especies se conocen solo de la localidad donde se colectó el tipo. Los miembros del grupo son plantas colgantes, suculentas, de inflorescencias en cincino y de flores muy llamativas; son habitantes de riscos escarpados y taludes (Pérez-Calix, 2008).

El conocimiento taxonómico de Pachyphytum está incluido en dos obras generales de Crassulaceae, una a nivel mundial (Thiede, 2003) y otra de la familia en México (Meyrán y López-Chávez, 2003), en ambas se presenta la información de las 15 especies descritas hasta 2003; después se han descrito otras seis especies (García et al., 2002; Brachet et al., 2006; Reyes et al., 2007; Pérez-Calix et al., 2008; Meyrán, 2017; Pérez-Calix y Torres-Colín, 2018). Además de éstas, Kimnach (2010) propone ubicar en Pachyphytum a Echeveria cuicatecana Reyes, Pérez & Brachet, a pesar de que en su publicación reconoce que los segmentos de la corola de esta última no presentan apéndices. Sin embargo, en el ejemplar tipo de la especie (J. Pérez Crisanto 584 (MEXU)), en la figura 5 del artículo de Kimnach (2010) y en la figura 5 de la descripción original (Reyes et al., 2004) se observa que los pétalos de E. cuicatecana son imbricados; características que diferencian a Pachyphytum de Echeveria DC. (Walther (1931) y Moran (1963, 1968).

La revisión de *Pachyphytum* del estado de Guanajuato está incluida en el tratamiento de la familia Crassulaceae para la Flora del Bajío y de regiones adyacentes (Pérez-Calix, 2008); en esta publicación se registró *Pachyphytum machucae* I. García, Glass & Cházaro (García et al., 1999), con base en plantas colectadas en la Sierra de Pénjamo, en el suroeste de Guanajuato (*J. I. Guadián 137* (IEB)). Sin embargo, en una visita reciente de I. García al herbario IEB, notó que los ejemplares depositados en la colección del Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, posiblemente no correspondían con la especie que él describió en coautoría con C. Glass y M. Cházaro. Considerado lo anterior, se procedió a colectar material en la localidad tipo de *P. machucae* y en la Sie-

rra de Pénjamo. Una vez que se compararon los organismos, se concluyó que son especies diferentes, por lo que se decidió preparar esta publicación, con el objetivo de nombrar y describir una especie nueva de *Pachyphytum* con base en plantas colectadas en el suroeste del estado de Guanajuato.

MATERIALES Y MÉTODOS

La morfología de las plantas suculentas se modifica considerablemente en el proceso de herborización, por lo que es necesario trabajar con organismos vivos con fines de descripción y comparación. Por esa razón, para corroborar la identidad de la especie de *Pachyphytum*, colectada en la Sierra de Pénjamo, Guanajuato, se efectuó una excursión a una de las localidades de donde se registró previamente (ca. 6 km al SW de La Garita, 20°31'59.7"N, 101°40'28.9"W, municipio Pénjamo, Guanajuato), y otra a la localidad tipo de *Pachyphytum machucae* (2 km al E de Pajacuarán, Barranca del Agua, cerca de El Cometa, municipio Pajacuarán, Michoacán).

Se prepararon las descripciones morfológicas de las plantas colectadas y se elaboró un cuadro comparativo (Cuadro 1), en el cual se observó que las discrepancias entre ambos organismos son tan importantes como para considerarlos especies diferentes. Además, se realizó una investigación bibliográfica y de herbario para corroborar si la planta de Guanajuato correspondía con alguno de los *Pachyphytum* ya conocidos. Después de concluir que no es ninguno de los publicados, se averiguaron las semejanzas morfológicas entre el *Pachyphytum* de Pénjamo con las otras especies, las características del taxon que se consideró más cercano se añadieron al Cuadro 1. Los ejemplares que se utilizaron para comparación se enlistan enseguida de los paratipos de la especie nueva.

RESULTADOS

Taxonomía

Pachyphytum confusum Pérez-Calix, Guadián-Marín &I. García, sp. nov. Fig. 1.



Cuadro 1: Comparación morfológica de *Pachyphytum confusum* Pérez-Calix, Guadián-Marín & I. García, *P. glutinicaule* Moran, y *P. machucae* I. García, Glass & Cházaro.

Carácter	P. confusum Pérez-Calix, Guadián-	P. glutinicaule Moran	P. machucae I. García, Glass & Cházaro	
	Marín & I. García			
Hojas				
forma	estrechamente elípticas	obovadas a obovado-espatuladas u oblanceoladas	elíptico-obovada	
largo (cm)	4.2-7.2	3-6.5	4.2-6 (7.5)	
ancho (cm)	1.3-2.2	2-3.5	1.4-1.6	
grueso (cm)	0.5-0.7	0.3-1.5	0.86	
Brácteas florales				
forma	elípticas	ovadas a elípticas	oblongo-elípticas	
largo (mm)	7-10	12-20	5-18	
ancho (mm)	4-6	6-9	2-5	
acomodo en el cincino joven	imbricadas	imbricadas	imbricadas	
Pedicelo (mm)	4.5-6	4-15	3-5 (10)	
Segmentos del cáliz	3.5-4 mm más cortos que la corola, levemente desiguales en largo, manifiestamente en ancho	2-6 mm más cortos que la corola, desiguales largo y ancho	iguales o ligeramente más largos que la corola	
Segmentos largos forma	oblongos	oblongos a angostamente triangular- ovados	oblongo-oblanceolados	
largo (mm)	7.5-9	8-15	8-10	
ancho (mm)	4-4.5	5-7	3-5	
Segmentos cortos forma	triangular	triangular-lanceolados		
largo (mm)	ca. 7	6-9	5-6	
ancho (mm)	2.5-3	3-4	2.2-2.5	
Segmentos de la corola	oblongo-lanceolados	oblongo-oblanceolados	oblongo-oblanceolados	
largo (mm)	10-10.5	12-17	6-8	
ancho (mm)	ca. 4	3.5-5	2-3	
color	blanco en la base, rojo en las dos cuartas partes de su largo y verde	rojo	amarillo verdoso a verde pálido	
apéndice	tenue en la zona apical color rojo, formando parte de la mancha roja del segmento de la corola	rojo	rosa a rojizo	

TIPO: MÉXICO. Guanajuato, municipio Pénjamo, ca. 6 km al SW de La Garita, 2010 m s.n.m., 20°31'59.7"N, 101°40'28.9"W, 7.II.2018, bosque tropical caducifolio en transición con bosque de encino, *E. Pérez y J. I. Guadián 6749* (holotipo: IEB!, isotipos: CIMI!, MEXU!).

Plant suffrutescent, glabrous, stems erect or hanging and decumbent, up to 40 cm long; leaves agglomerated at the apex of the stems, narrowly elliptical, 4.2-7.2 cm long, 1.3-2.2 cm wide in the central part, 5-7 mm thick; inflorescence a cincinnus, peduncle up to 29 cm long, cincinnus 8-9

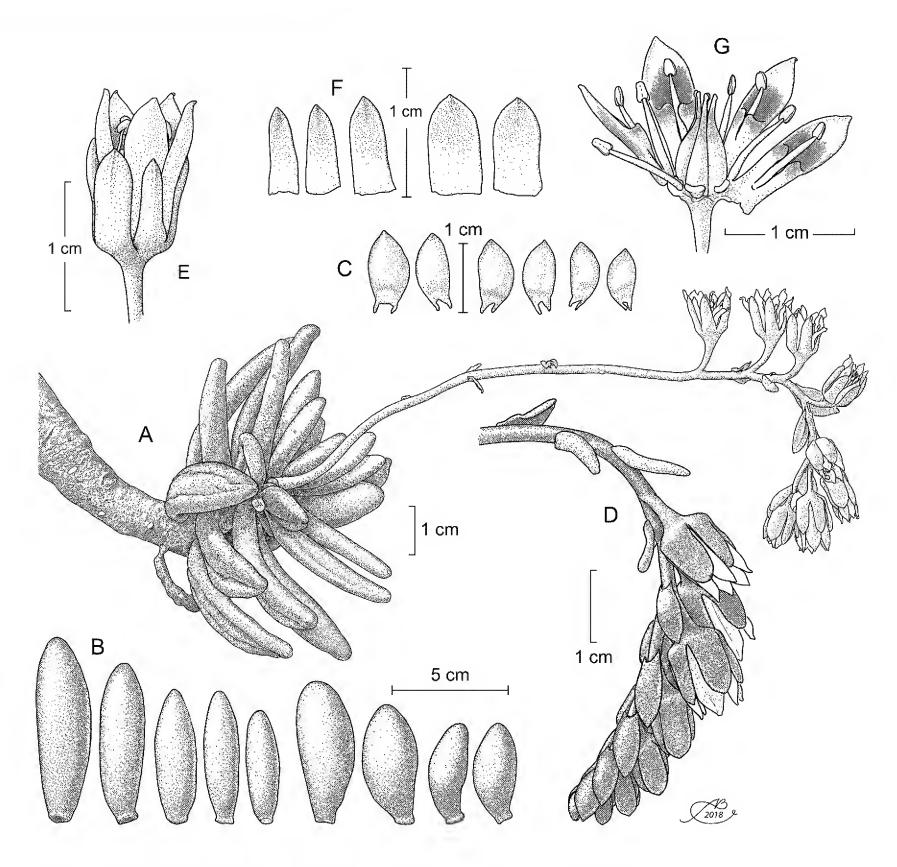


Figura 1: *Pachyphytum confusum* Pérez-Calix, Guadián-Marín & I. García sp. nov. A. hábito; B. variación de las hojas; C. brácteas del cincino; D. vista lateral del cincino; E. vista lateral de la flor; F. variación de los segmentos del cáliz; G. disección de la flor. Con base en *E. Pérez y J. I. Guadián 6749* (IEB, CIMI, MEXU). Ilustrada por Alfonso Barbosa.

cm long; bracts imbricate in young cincinni, elliptical, 7-10 mm long, 4-6 mm wide, apex acute, base sagittate; calyx 3.5-4 mm shorter than the corolla, lobes unequal in length and width; corolla subcampanulate, segments oblong-lanceolate, white at the base, pale green in the apical region, with a red spot on the central two quarters, appendices of the petals oblong, ca. 2 mm long, red; antisepalous stamens ca. 8 mm long, epipetalous stamens ca. 5.5 mm long; nectaries moon-shaped; ovary 3.5-4 mm high, styles 2.5-3.5 mm long, red; follicles ca. 1 cm long; seeds numerous.

Planta sufrutescente, suculenta, glabra, erecta o colgante y decumbente; tallos simples o ramificados cerca de la base, hasta 40 cm de largo, 2 cm de diámetro; hojas aglomeradas en el ápice del tallo, a veces formando una roseta laxa; láminas estrechamente elípticas en contorno, 4.2-7.2 cm de largo, 1.3-2.2 cm de ancho en la parte media, 5-7 mm de grueso, ápice romo, color verde pino, a veces café-rojizas en los márgenes y en el ápice, tornándose totalmente de ese color con la edad; inflorescencia en forma de cincino, pedúnculo hasta 29 cm de largo, 4-5



mm de diámetro cerca de la base, cincino 8-9 cm de largo, con 7-12 flores; brácteas imbricadas en el cincino joven, 1 en la base de cada pedicelo, elípticas, 7-10 mm de largo, 4-6 mm de ancho, ápice agudo, base sagitada, color rosa; pedicelos 4.5-6 mm de largo, 1-1.6 mm de diámetro, color verde; cáliz 3.5-4 mm más corto que la corola, sépalos 5, fusionados en la base, lóbulos brevemente desiguales en largo y evidentemente en ancho, 3 más anchos, 7.5-9 mm de largo, 4-4.5 mm de ancho, oblongos, agudos en el ápice, el más corto y angosto triangular, ca. 7 mm largo, 2.5-3 mm de ancho, ápice agudo, todos de color rosa en la base y verde olivo en las tres cuartas partes superiores; corola subcampanulada, exerta 3.5-4 mm del cáliz, pétalos 5, connados ca. 1 mm en la base, segmentos oblongolanceolados, 10-10.5 mm de largo, ca. 4 mm de ancho en la parte media, ápice agudo, color blanco en la base, verde pálido en la región apical, con una mancha color rojo en las dos cuartas partes centrales, apéndices de los pétalos oblongos, ca. 2 mm de largo, color rojo; estambres antisépalos 5, filamentos ca. 6.5 mm de largo, anteras cerca 1.5 mm de largo, 5 epipétalos de ca. 3.5 mm de largo, anteras ca. 1 mm, filamentos apicalmente de color rojo; nectarios lunulados, 1.5-2 mm de ancho, color amarillo claro; ovario 3.5-4 mm de alto, estilos 2.5-3.5 mm de largo, color rojo, estigmas capitados; folículos ca. 1 cm de largo; semillas numerosas, ca. 0.5 mm de largo, color café.

Distribución y hábitat: *Pachyphytum confusum* se conoce exclusivamente de algunas cañadas en la zona este de la Sierra de Pénjamo. La vegetación de la zona es bosque de encino en transición con bosque tropical caducifolio. Las especies arbóreas dominantes son *Arbutus tessellata* P.D. Sørensen, *Clethra hartwegii* Britton, *C. mexicana* DC., *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth., *Pistacia mexicana* Kunth, *Prunus serotina* Ehrh., *Quercus crassifolia* Bonpl., *Q. laurina* Bonpl., *Q. praeco* Trel. y *Q. praineana* Trel.; algunos árboles alcanzan hasta 20 m de altura. Los estratos arbustivo y herbáceo se desarrollan principalmente cerca de las paredes de las cañadas o en lugares soleados. Las epífitas están representadas por *Blechnum glandulosum* Kaulf. ex Link, *Diplazium*

lonchophyllum Kunze, Elaphoglossum petiolatum (Sw.) Urb., Laelia autumnalis (La Llave & Lex.) Lindl., Peperomia tetraphylla Hook. & Arn., Phlebodium areolatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) J. Sm., Pleopeltis mexicana (Fée) Mickel & Beitel y Tillandsia bourgaei Baker. En la región, las rocas son ígneas extrusivas y tobas riolíticas del Terciario Superior. En esta zona los promedios de las temperaturas son cercanas a 26.1 °C la máxima y a 12.9 °C la mínima; la precipitación promedio es de 656.8 mm anuales (Guadián-Marín, 2013).

Fenología: *Pachyphytum confusum* es una planta sufrutescente, suculenta y perennifolia, con hojas carnosas. Subsiste la época desfavorable en estado vegetativo, en el que se aprecia en los riscos, ya sea colgante o erecta; florece de diciembre a marzo.

Estado de conservación: *Pachyphytum confusum* se conoce de tres subpoblaciones conformadas por pocos individuos que habitan en la porción oriental de la Sierra de Pénjamo, en Guanajuato. Aunque los parajes en los que se establece son de difícil acceso, lo que sugiere alguna protección a la extracción, se le asigna en la categoría de Vulnerable, por cumplir el Criterio D, subcriterios 1 y 2 (VU D1 + 2), de la propuesta de la International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2012). Se estima que en las subpoblaciones que se conocen suman menos de 1000 individuos maduros y su área de ocupación es muy reducida (ca. 0.27 km²).

Etimología: el epíteto específico es del latín *confusus*, confundido, hace alusión a que, en un principio, las plantas se habían confundido con *P. machucae*.

Material adicional examinado (paratipos): MÉXICO. Guanajuato, municipio Pénjamo, Cañada, 2060 m s.n.m., bosque de encino, 7.X.2006, *J. I. Guadián 124* (IEB); 6 km al SW de La Garita, 2132 m s.n.m., 7.X.2006, *J. I. Guadián 137* (IEB); 9 km al W de La Garita, cerca de la peña de La Iglesia, 2150 m s.n.m., bosque de galería, 20.I.2010, *J. I. Guadián 530* (IEB).

Ejemplares revisados de *Pachypytum glutinicau-le* Moran: MÉXICO. Aguascalientes, municipio Calvillo, cañada cercana a Puentes Cuates rumbo a Río Gil, 2000 m s.n.m., 21.V.1997, *G. García 3871* (IEB). Querétaro, municipio Cadereyta, Tziquia, frente a La Sabina, 1530 m s.n.m., 30.III.1993, *S. Zamudio 9013* (IEB). Municipio San Joaquín, cañada La Culebra, al NE de La Tinaja, 1570 m s.n.m., matorral submontano, 8.III.1996, *S. Zamudio et al. 9772* (IEB).

Ejemplares revisados de *Pachypytum machucae* I. García, Glass & Cházaro: MÉXICO. Michoacán, municipio Pajacuarán, 2 km al E de Pajacuarán, Barranca del Agua, cerca de El Cometa, 1850 m s.n.m., bosque tropical caducifolio, 7.I.1997, *I. García Ruiz 4497* (holotipo: IEB, isotipo CIMI); 0.5 km al SE de Pajacuarán, 1740 m s.n.m., bosque tropical caducifolio, 1.III.1999, *I. García Ruiz 5566* (IEB); aprox. 0.5 km al E-SE de Pajacuarán, 1740 m s.n.m., bosque tropical caducifolio, 1.IV.1999, I. *García Ruiz 6289* (CIMI); aprox. 1 km al E-SE de Pajacuarán, Sierra de Pajacuarán, 1850 m s.n.m., matorral subtropical, 15.XI.2011, *I. García Ruiz 8435* (CIMI); aprox. 1 km al E-SE de Pajacuarán, Sierra de Pajacuarán, Sierra de Pajacuarán, 1780 m s.n.m., matorral subtropical, 29.I.2018, *I. García Ruiz y J. Méndez 9295* (CIMI, IEB).

Discusión

El género *Pachyphytum* consta de solo 21 especies, no obstante, interpretar las relaciones entre ellas ha sido complicado. Berger en 1930 lo dividió en dos grupos, *Pachyphytum* y *Diotostemon*, a los que Walther en 1931 les asignó el rango de secciones; en esta época se conocían solo 10 especies. Moran (1968) observó que dos miembros, uno descrito por él (Moran, 1963) y otro por Britton y Rose (1905) no correspondían con ninguno de los grupos, por lo que propuso la sección *Ixiocaulon*, misma que enmendó después para asignar un nuevo taxon (Moran, 1968; 1971). El hallazgo y descripción de otros elementos han puesto de manifiesto lo artificial de la clasificación infragenérica (García et al., 1999, 2002; Pérez-Calix y Glass, 1999). Con fundamento en lo anterior, Thiede (2003) optó por considerar solo dos secciones,

Pachyphytum y Diotostemon. Con base en este criterio, Pachyphytum confusum se ubica en la primera, por el siguiente juego de caracteres:

- hojas dispuestas laxamente, sin tocarse entre ellas
- láminas foliares ± planas, la relación ancho/grueso es mayor que dos
- brácteas del cincino sagitadas y amplexicaulas en la base, imbricadas en la inflorescencia joven
- segmentos del cáliz marcadamente desiguales en dimensiones y forma, tres mayores y dos pequeños
- segmentos de la corola ligeramente recurvados al final de la antesis
- pétalos de color blanco con una mancha roja en la región media ventral y cubriendo las escamas petaloides
- filamentos apicalmente de color rojo

Precedentemente a los ejemplares de *Pachyphytum* colectados en la Sierra de Pénjamo se les asignó el nombre *P. machucae* por las semejanzas vegetativas y algunas relativas a la inflorescencia y a la flor como la forma y dimensiones de las hojas, apariencia general del cincino y patrón de coloración de los pétalos. Sin embargo, la comparación detallada con material fresco evidenció que se diferencian en la forma y ancho de las brácteas florales, la relación de largo cáliz/corola, el largo de los lóbulos del cáliz y los segmentos de la corola, y el color de los sépalos (Cuadro 1).

De otras especies de la sección *Pachyphytum*, la única que presenta corolas más grandes que el cáliz es *Pachyphytum glutinicaule*; sin embargo, a diferencia de *Pachyphytum confusum* sus pétalos son color rosa oscuro, uniformemente coloreados u oscureciéndose ventralmente y con los ápices ligeramente más claros. Por lo demás, las diferencias entre las dos especies incluyen características de las láminas foliares (forma y ancho), de las brácteas florales (forma y dimensiones), del cáliz y la corola (Cuadro 1).

CONCLUSIONES

La sospecha de que un ejemplar de herbario no está correctamente identificado, así como la necesidad de realizar exploraciones para asignarle nombre a una crasulácea,



enfatiza la importancia de disponer de plantas frescas, en el caso de las suculentas, para identificarlas y describirlas previo a su secado; también es recomendable tomar una serie de fotografías en campo y en laboratorio.

Después de las publicaciones de Meyrán y López-Chávez (2003) y de Thiede (2003), se han descrito cinco especies de *Pachyphytum*, en algunas de estas publicaciones se discute la inconsistencia de la clasificación infragenérica, así como la necesidad de realizar investigaciones que nos permitan vislumbrar la filogenia del grupo. Esa insinuación se enfatiza con el descubrimiento de *Pachyphytum confusum* ya que su ubicación en la sección *Pachyphytum* origina que se altere la definición del grupo.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

EPC y JIG realizaron la exploración en la Sierra de Pénjamo, e IGR la de Sierra de Pajacuarán. Los tres autores participaron en la elaboración del cuadro comparativo. EPC preparó el manuscrito con ayuda de JIG e IGR. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

La investigación se generó con financiamiento del Instituto de Ecología, A.C. (proyecto 20006-10496) y del Instituto Politécnico Nacional a través de los apoyos de COFAA y de EDI.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Patricia Y. Mayoral Loera y a Marie-Stéphanie Samain la lectura crítica del manuscrito; además, a Marie-Stéphanie le reconocemos su apoyo en la traducción del resumen y del protólogo de la especie al inglés. La ilustración es obra de Alfonso Rafael Barbosa García. A José Méndez le reconocemos su apoyo en campo en la colecta de *Pachyphytum machucae*.

LITERATURA CITADA

Berger, A. 1930. Crassulaceae. In: Engler, A. y K. Prantl (eds.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. vol. 18a. 2 ed. Verlag Wilhelm Engelmann. Leipzig, Germany. Pp. 352-458.

- Brachet, I. C., J. Reyes-Santiago y R. Mondragón. 2006. *Pachyphytum saltensis* Brachet, Reyes & Mondragón, una nueva especie para el estado de Zacatecas, México. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 51(2): 46-51.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1905. Crassulaceae. North American Flora 22: 7-74.
- García, R. I., C. Glass y M. Cházaro. 1999. *Pachyphytum machucae* (Crassulaceae) una nueva especie de Michoacán, México. Acta Botanica Mexicana 47: 9-14. DOI: https://doi.org/10.21829/abm47.1999.820
- García, R. I., E. Pérez-Calix y J. Meyrán G. 2002. Especie nueva de *Pachyphytum* (Crassulaceae) del oriente de Michoacán, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 73(2): 147-253.
- Guadián-Marín, J. I. 2013. Flora y Vegetación de la Sierra de Pénjamo, Guanajuato (México). Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 147 pp.
- IUCN. 2012. IUCN Red List Categories and criteria: Version3.1. 2nd ed. Gland, Switzerland and Cambridge, UK. iv+ 32 pp.
- Kimnach, M. 2010. Notes on Crassulaceae: 2. Cactus and Succulent Journal (US) 82: 122-125.
- Meyrán, G. J. 2017. *Pachyphytum neglectum* sp. nov. Meyrán. Cactus-Aventures International 2-2017: 38-41.
- Meyrán, G. J. y L. López-Chávez. 2003. Las Crassuláceas de México. Sociedad Mexicana de Cactología, A.C. México, D.F., México. 234 pp.
- Moran, R. 1963. *Pachyphytum brevifolium* Rose and *Pachyphytum glutinicaule*, a new species from Hidalgo, México. Cactus and Succulent Journal (US) 15: 35-41.
- Moran, R. 1968. New subgeneric groups in *Echeveria* and *Pachyphytum*. Cactus and Succulent Journal (US) 40: 36-42.
- Moran, R. 1971. *Pachyphytum fittkaui*, a new species from Guanajuato, Mexico. Cactus and Succulent Journal (US) 43: 26-32.
- Pérez-Calix, E. 2008. Familia Crassulaceae. Flora de Bajío y de regiones adyacentes 115: 1-141.

- Pérez-Calix, E. y C. Glass. 1999. *Pachyphytum brevifolium* Rose (Crassulaceae) a un siglo de su descubrimiento y *Pachyphytum garciae*, una especie nueva del centro de México. Acta Botanica Mexicana 48: 1-10. DOI: https://doi.org/10.21829/abm48.1999.829
- Pérez-Calix, E. y R. Torres-Colín. 2018. *Pachyphytum rogeliocardenasii* (Crassulaceae), a new species from northwestern Querétaro, México. Phytotaxa 348(1): 56-62. DOI: https://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.348.1.7
- Pérez-Calix, E., I. García R. y M. Cházaro B. 2008. Una especie nueva de *Pachyphytum* (Crassulaceae) para la flora de Jalisco, México. Acta Botanica Mexicana 83: 63-68. DOI: https://doi.org/10.21829/abm83.2008.1061

- Reyes, S. J., O. González Z. y A. Gutiérrez de la Rosa. 2007. *Pachyphytum brachetii*, una nueva especie del estado de Hidalgo, México. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 52(2): 53-63.
- Reyes, S. J., J. Pérez y C. Brachet. 2004. *Echeveria cuicatecana*, una nueva especie para el estado de Oaxaca, México. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 49(3): 80-84.
- Thiede, J. 2003. *Pachyphytum*. In: Eggli, U. (ed.). Crassulaceae. Illustrated handbook of succulent plants. Springer. Berlin, Germany. Pp. 190-195.
- Walther, E. 1931. Genus *Pachyphytum*. Journal of the Cactus and Succulent Society of America 3: 9-13.

Acta Botanica Mexicana

núm. **125** Octubre **2018**

abm.ojs.inecol.mx